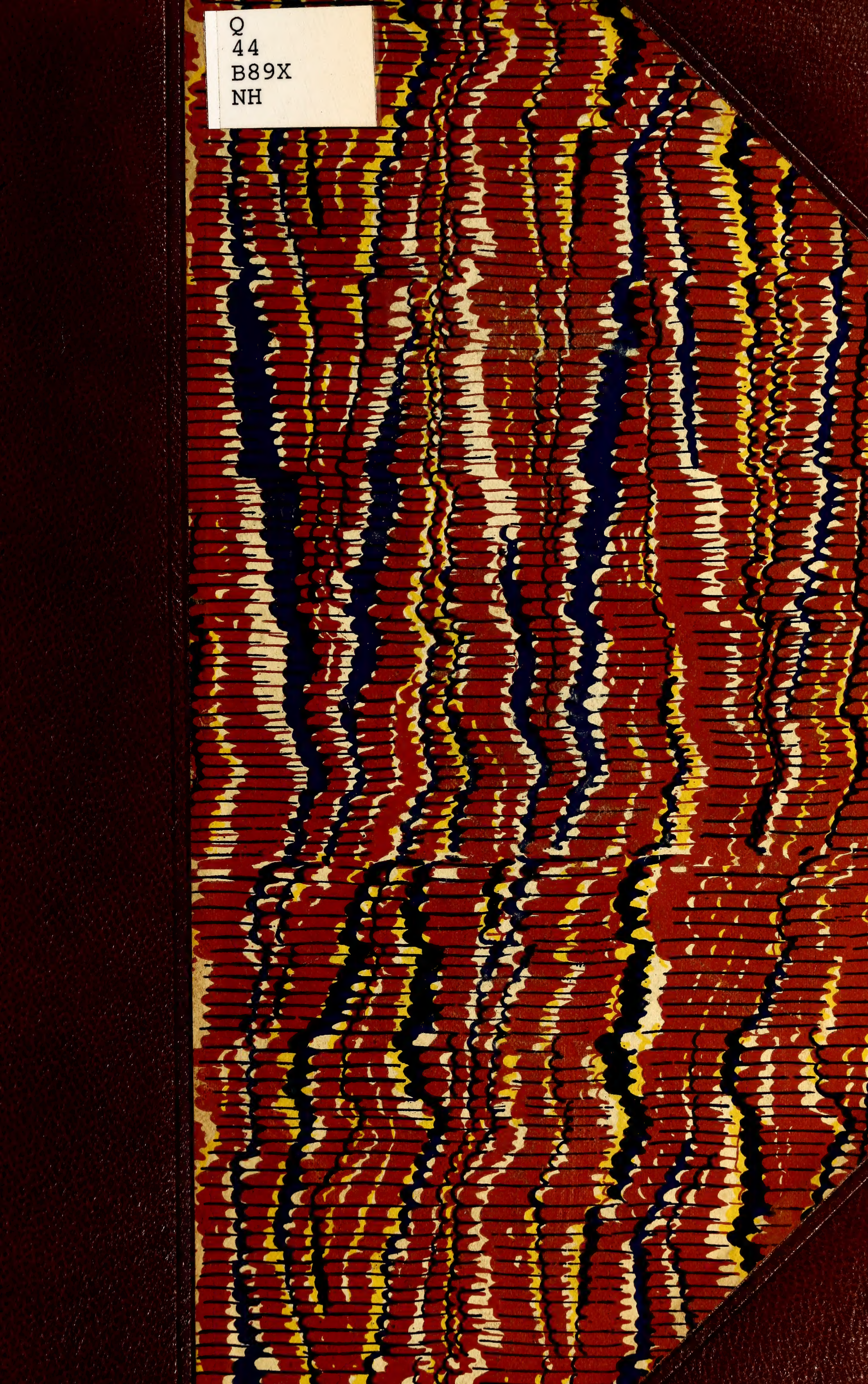
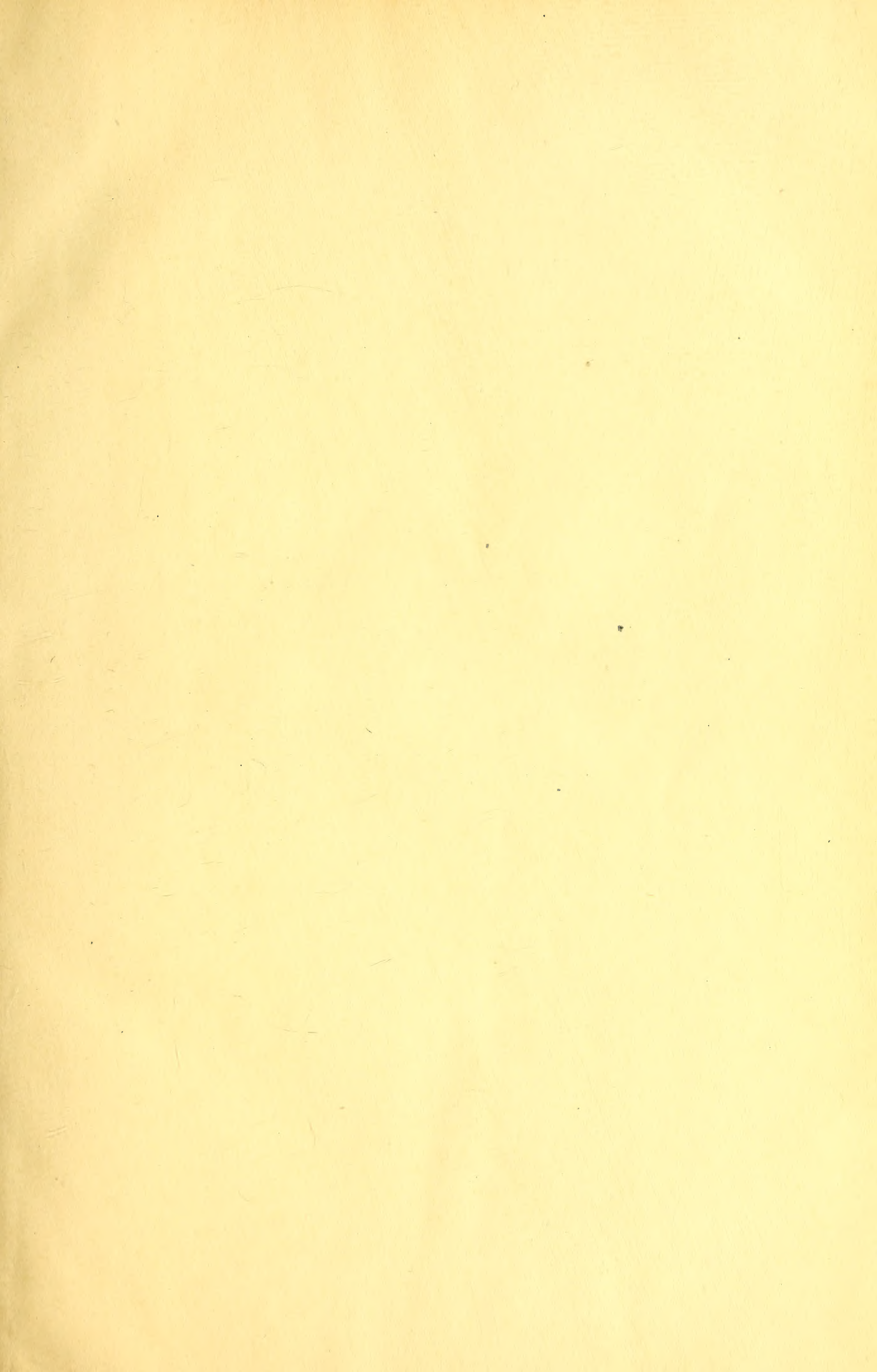
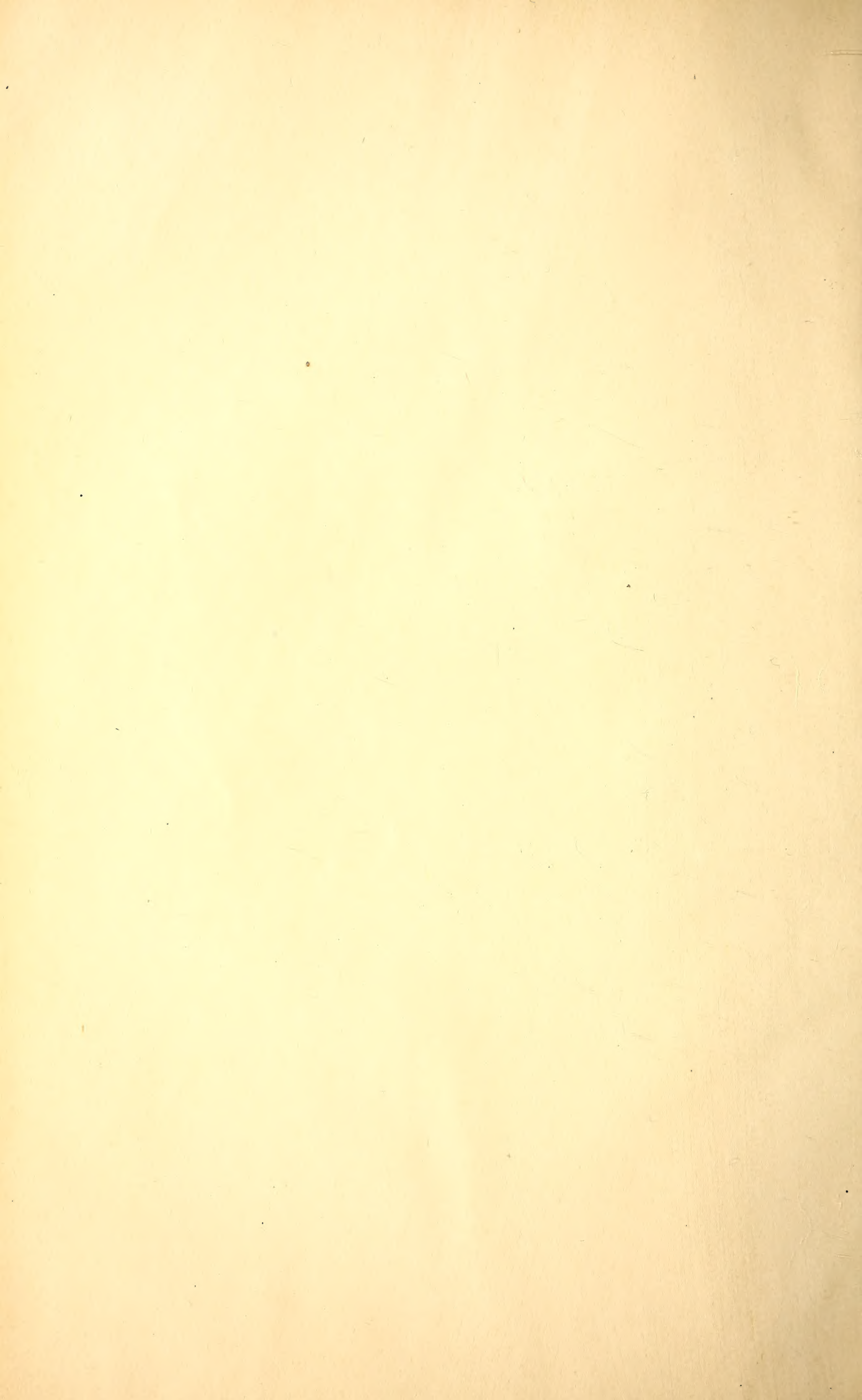

Q
44
B89X
NH



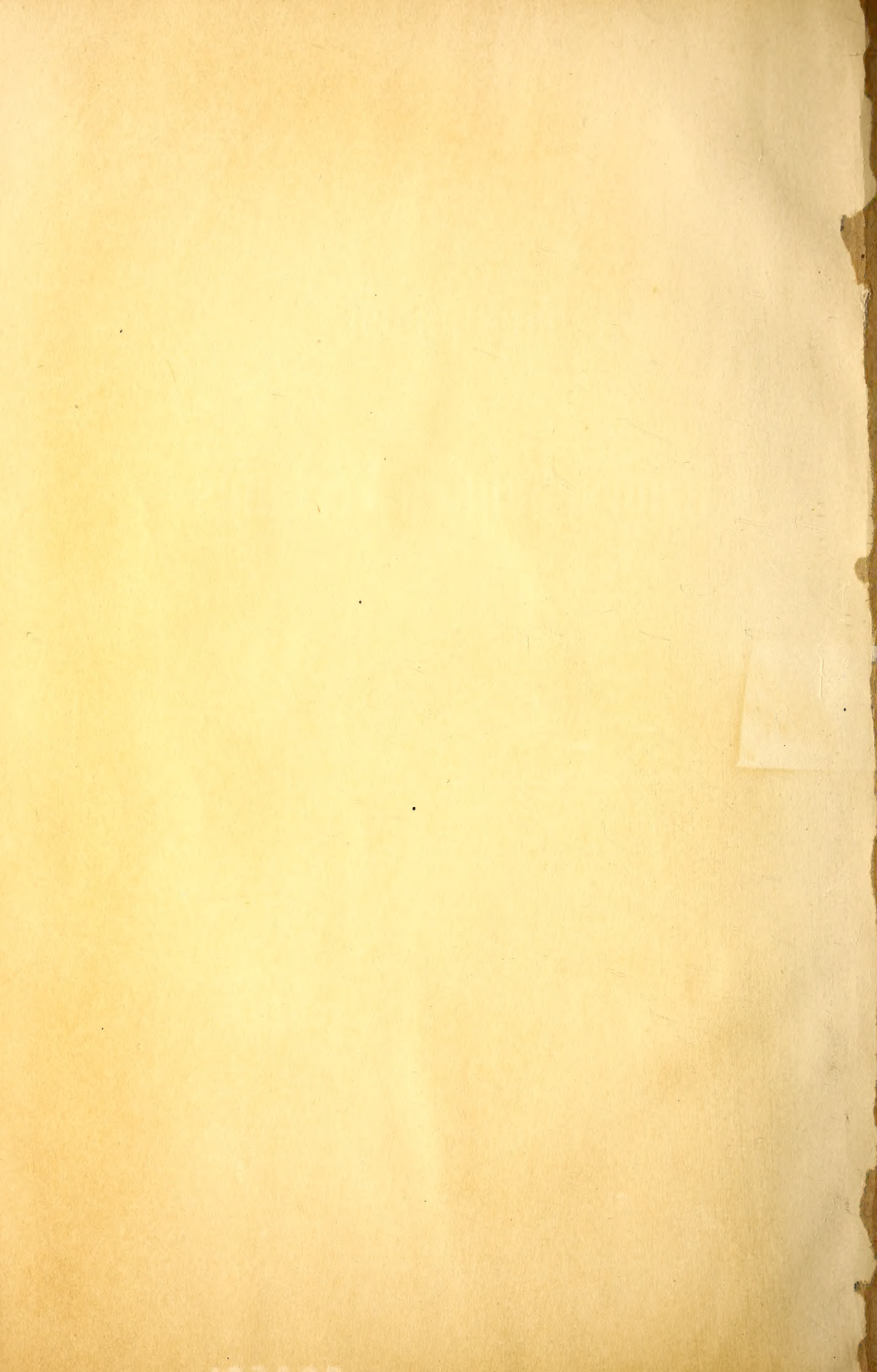


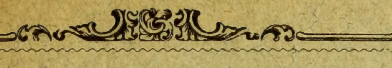












Verhandlungen

des

naturforschenden Vereines

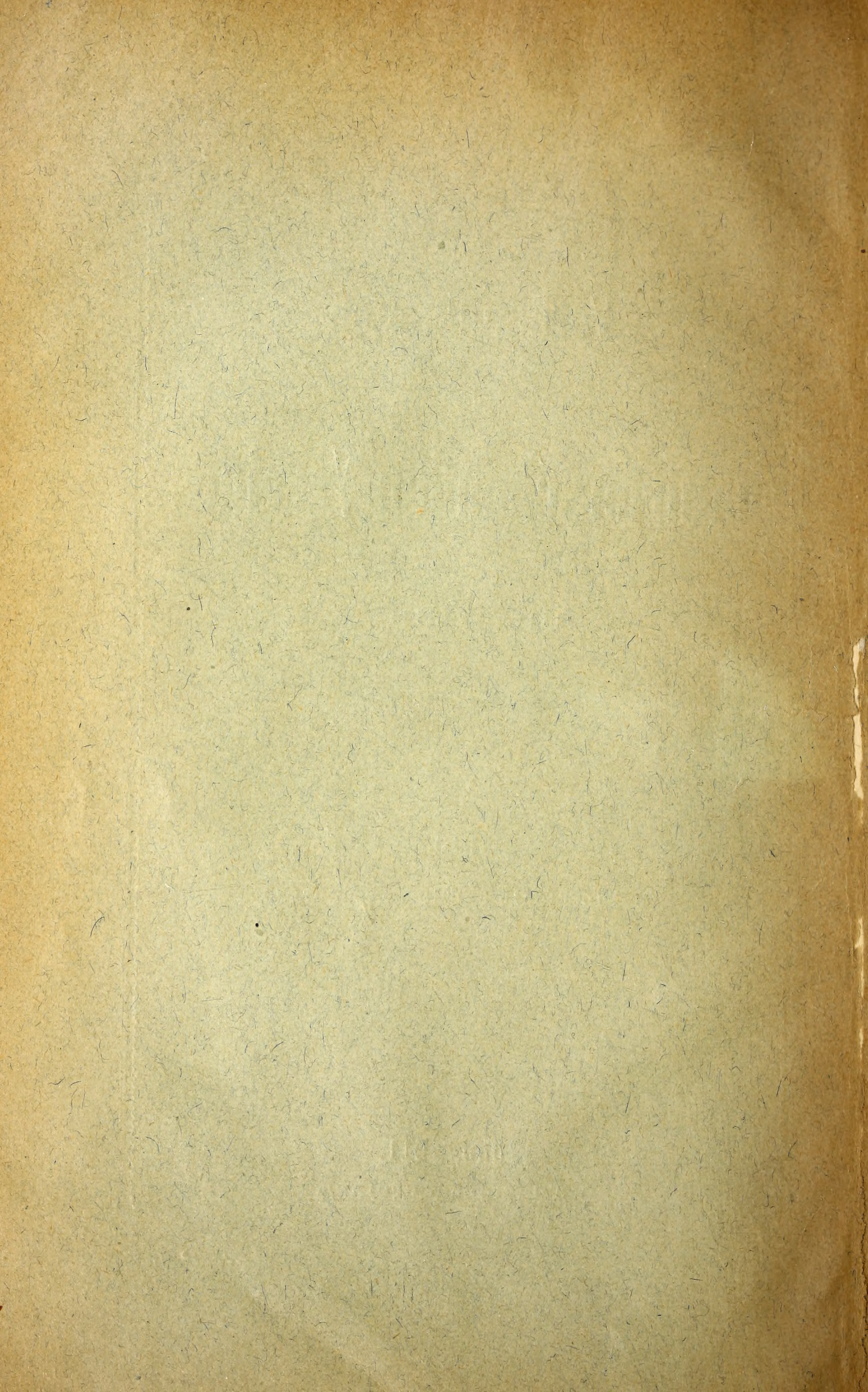
in Brünn.

XLIX. Band.

1910.

(Mit 15 Tafeln und 10 Textfiguren.)

Brünn, 1911.
Verlag des Vereines.



Verhandlungen

des

naturforschenden Vereines

in Brünn.

XLIX. Band.

1910.

Brünn, 1911.

Druck von W. Burkart. — Im Verlage des Vereines.



DEM

ANDENKEN

GREGOR MENDELs

GEWIDMET.



Inhalts-Verzeichnis des XLIX. Bandes 1910.

Sitzungsberichte.

Sitzung am 12. Jänner 1910.

Sitzung am 27. Jänner 1910.

Sitzung am 9. Februar 1910.

Sitzung am 9. März 1910.

Sitzung am 14. März 1910.

Sitzung am 13. April 1910.

Sitzung am 11. Mai 1910.

Sitzung am 12. Oktober 1910.

Abhandlungen.



Vereinsleitung.

Präsident:

Dr. Stephan Freiherr von **Haupt-Buchenrode**, Landtagsabgeordneter, Herrschaftsbesitzer etc.

Vize-Präsidenten:

(Für 1910).	(Für 1911).
Herr Dr. K. Mikosch, k. k. Hochschulprofessor.	Herr E. Donath, Hofrat und Hochschulprofessor.
„ Dr. E. Burkart, Buchdruckereibesitzer.	„ Med.-Dr. B. Sellner.

Sekretäre:

Herr Prof. A. Rzehak.	Herr Prof. A. Rzehak.
„ Prof. Dr. H. Iltis.	„ Prof. Dr. H. Iltis.

Rechnungsführer:

Herr Finanzrat E. Steidler.	Herr Finanzrat E. Steidler.

Ausschuss-Mitglieder:

Herr A. Burghauser, k. k. Obergeometer.	Herr Dr. E. Burkart, Buchdruckereibesitzer.
„ F. Czermak, Privatier.	„ F. Czermak, Privatier.
„ K. Cžižek, Fachlehrer.	„ K. Cžižek, Fachlehrer.
„ Dr. J. Habermann, Hofrat und Hochschulprofessor.	„ Dr. J. Habermann, Hofrat und Hochschulprofessor.
„ G. Heinke, Wasserwerksdirektor.	„ G. Heinke, Wasserwerksdirektor.
„ Prof. Dr. O. Leneczek.	„ Prof. Dr. O. Leneczek.
„ Med.-Dr. B. Sellner.	„ Prof. Dr. K. Mikosch.
„ Med.-Dr. L. Schmeichler.	„ Med.-Dr. L. Schmeichler.
„ Dozent Dr. A. Szarvassi.	„ Prof. Dr. A. Szarvassi.
„ Med.-Dr. D. Weiß.	„ Med.-Dr. D. Weiß.
„ A. Wildt, Bergingenieur a. D.	„ A. Wildt, Bergingenieur i. R.
„ F. Zdobnitzky, Fachlehrer.	„ F. Zdobnitzky, Fachlehrer.

Kustos der naturhistorischen Sammlungen:

Herr Fachlehrer K. Cžižek.

Bibliothekar:

Herr F. Czermak.

Sitzungs-Berichte.

1. Jahresversammlung am 12. Jänner 1910.

Vorsitzender: Herr Vizepräsident Prof. **Dr. K. Mikosch.**

Der erste Sekretär, Herr Prof. A. Rzehak, erstattet nachstehenden Tätigkeitsbericht für das Jahr 1909:

Tätigkeitsbericht für 1909.

Zum erstenmale seit einer längeren Reihe von Jahren sind wir in der angenehmen Lage, unserer vollsten Befriedigung über die Tätigkeit des naturforschenden Vereines im abgelaufenen Jahre auch an dieser Stelle Ausdruck geben zu können. Die Bemühungen des Ausschusses, die Bedeutung unseres Vereines vor allem durch einen möglichst zahlreichen Besuch der mit wissenschaftlichen Vorträgen verbundenen Monatsversammlungen zu heben, sind endlich von Erfolg gekrönt gewesen, indem sich zu jeder dieser Versammlungen, selbst in den sonst für das Vereinsleben so ungünstigen Sommermonaten, ein zahlreiches Auditorium eingefunden hat. Es ist diese erfreuliche Tatsache einerseits auf die Wahl solcher Vortragsthemen, die ein weiteres Interesse beanspruchen dürfen, andererseits aber darauf zurückzuführen, daß die in Brünn wohnhaften Vereinsmitglieder zu jeder Versammlung unter Bekanntgabe des Vortragsthemas schriftlich eingeladen wurden. Diese Neuerung verdanken wir der Anregung unseres sehr geschätzten Mitgliedes, Herrn Dr. E. Burkart, dem wir umso mehr zu Dank verpflichtet sind, als er alle Mühen und Kosten, welche die erwähnte Neuerung verursacht, in uneigennütziger Weise auf sich genommen hat. Es sei ihm hiefür auch an dieser Stelle der gebührende Dank ausgesprochen.

Ueber Anregung des Herrn Prof. Dr. H. Iltis haben wir es im abgelaufenen Jahre versucht, außer den internen Vorträgen in unseren Monatsversammlungen auch noch einzelne öffentliche, gegen eine bestimmte Eintrittsgebühr allgemein zugängliche Vor-

träge zu veranstalten. Wir ließen uns hiebei von dem Gedanken leiten, daß derlei Vorträge auf alle Fälle den Vorteil haben dürften, die Oeffentlichkeit auf unseren Verein mehr aufmerksam zu machen, als es durch die Ankündigung der monatlichen Versammlungen und die meist nur an einer untergeordneten Stelle der Tagesblätter abgedruckten Berichte über dieselben möglich ist. Die Herren Universitätsprofessoren Dr. R. v. Wettstein und Dozent Dr. Porsch sind bereitwillig unserem Rufe gefolgt und haben im Vortragssaale des Erzherzog Rainer-Museums je einen durch Lichtbilder illustrierten Vortrag gehalten. Da hiebei außer dem wissenschaftlichen Erfolge auch ein finanzieller Erfolg, der dem mageren Vereinssäckel zugute kommt, zu verzeichnen war, so darf unser Versuch als gelungen betrachtet werden. Es sind dementsprechend auch für das nächste Vereinsjahr zwei bis drei derartige Veranstaltungen in Aussicht genommen.

Die lebhaftere Vereinstätigkeit des abgelaufenen Jahres dokumentiert sich auch in einer verhältnismäßig bedeutenden Steigerung der Zahl der Vereinsmitglieder. Wir begrüßen es mit besonderer Befriedigung, daß unter den neu aufgenommenen Mitgliedern namentlich die Aerzteschaft stark vertreten ist und sich an allen unseren Veranstaltungen mit lebhaftem Interesse beteiligt. Was unsere Publikationen anbelaugt, so reiht sich der zuletzt ausgegebene 47. Band der „Verhandlungen“ seinen Vorgängern würdig an. Leider war es bisher nicht möglich, auch die „Berichte der meteorologischen Kommission zu veröffentlichen; es ist jedoch Aussicht vorhanden, daß die Drucklegung derselben künftighin rascher erfolgen wird. Im Bedarfsfalle werden auch jetzt die notwendigen meteorologischen Aufzeichnungen den Interessenten zur Verfügung gestellt und war die erwähnte Kommission auch im abgelaufenen Jahre in der Lage, derartigen Ansuchen von Behörden und Korporationen entsprechen zu können; die Verzögerung in der Publikation dieser Aufzeichnungen ist daher nicht allzu tragisch zu nehmen.

Im abgelaufenen Jahre wurden auch die schon lange geplanten, im übrigen nicht wesentlichen Aenderungen der Vereinsstatuten durchgeführt und zur behördlichen Bestätigung vorgelegt.

Mit Naturalien bedacht wurden: Das Taubstummeninstitut in Brünn (Insektensammlung und Herbarium) und die Volksschule in Trübenz (Schmetterlinge und Käfer).

Nicht unerwähnt können wir lassen, daß im abgelaufenen Jahre unser treuer und in jeder Beziehung verläßlicher Vereinsdiener, Herr Johann Reichel, auf eine zu unserer vollsten Zufriedenheit zurückgelegte vierzigjährige Dienstzeit zurückblicken konnte. Er wurde aus diesem Anlasse nicht bloß vom Vorstande des Vereines beglückwünscht, sondern auch mit einer unter den Mitgliedern gesammelten Ehrengabe im Betrage von 720 K bedacht. Wir fühlen uns verpflichtet, Herrn Reichel auch an dieser Stelle für seine langjährige, stets klaglose Dienstleistung den herzlichsten Dank zu sagen.

Leider hat der Tod auch im Berichtsjahre recht empfindliche Lücken in unsere Reihen gerissen. Wir beklagen zunächst das Ableben eines unserer ältesten Mitglieder, des Herrn Direktors Ignaz Cizžek, welcher durch eine lange Reihe von Jahren dem Ausschusse angehörte und nach dem Tode Makowskys das Ehrenamt eines Kustos bekleidet hat. Mit persönlicher Liebenswürdigkeit verband er ein reiches Wissen, eine heiße Liebe zur Natur und Naturforschung und eine treue Anhänglichkeit an unseren Verein; mit gleicher Treue wollen wir sein Andenken in Ehren halten.

Außerdem beklagen wir den Verlust folgender Mitglieder:

Dr. Richard Ehrenfeld, Adjunkt an der k. k. technischen Hochschule in Brünn.

Julius Ritter von Gomperz, Präsident der Handels- und Gewerbekammer in Brünn.

Johann Jackl, Forstmeister in Olmütz.

Moritz Kellner Edler von Brünnheim, Privatier in Brünn.

Josef Maluschinsky, Dechant in Königsfeld.

Dr. Hans Mikusch, Chemiker in Veitsch.

Dr. Moriz Nedopil, k. k. Sanitätsrat und Direktor der Landeskrankenanstalt in Brünn.

Alfred Regner Ritter von Bleyleben, k. k. Hofrat und emer. Hochschulprofessor in Brünn.

Mit tiefer Wehmut blicken wir auf diese nur allzustattliche Totenliste; unserer Trauer um die Dahingeschiedenen wollen wir auch an dieser Stelle nochmals Ausdruck geben.

Zum Schlusse sei allen Förderern unserer Bestrebungen der herzlichste Dank der Vereinsleitung ausgesprochen, insbesondere dem mährischen Landesausschusse und der löblichen Stadtgemeinde Brünn für die gewährten Subventionen, sowie Herrn

Grafen Wladimir v. Mittrowsky für die uns auch im Berichtsjahre übermittelte außerordentliche Spende von 200 K.

Herr Finanzrat E. Steidler erstattet den nachstehenden Bericht über die Kassagebarung:

Bericht

über die Kassagebarung des naturforschenden Vereines in Brünn im Jahre 1909.

Empfang.	Bar- und Post-sparkassa	Wertpapiere
1. Rest mit Ende des Jahres 1908	*K* 442·83	*K* 2800·—
nebst Lire nom.	—·—	25·—
2. Mitgliedsbeiträge	„ 1234·—	
3. Subventionen, u. zw.:		
a) vom k. k. Ministerium des Innern	„ 1100·—	
b) vom mähr. Landtage	„ 600·—	
c) vom Brünner Gemeinderate . .	„ 600·—	
4. Effektenzinsen	„ 112.—	
5. Erlös für verkaufte Druckschriften	„ 77·25	
6. Spenden, Ersätze, Zinsen der Postsparkassa etc.	„ 472·49	
Summe . . .	*K* 4638·57	*K* 2800·—
Lire nom. . . .	—·—	25.—

Ausgaben.

1. Restzahlung für den XLVI. Band der Verhandlungen und Abschlagszahlung für den XLVII. Band . .	*K* 1543·52
2. Wissenschaftliche Bibliothekswerke und Zeitschriften.	„ 247·28
3. Für das Einbinden derselben . .	„ 118·70
4. Dem Vereinsdiener an Entlohnung 300 *K* und an Remuneration 140 *K*	„ 440·—
5. Mietzins	„ 1574·40
6. Beheizung und Beleuchtung . . .	„ 75·41
Fürtrag . . .	*K* 3999·31

	Bargeld	Wertpapiere
Uebertrag . . .	K 3999·31	
7. Sekretariats-Auslagen	„ 106·64	
8. Verschiedene kleinere Auslagen .	„ 191·83	
Summe der Ausgaben .	K 4297·78	
Verglichen mit jenen der Einnahmen per	„ 4638·57	K 2800·—
nebst Lire nom.	„ —·—	25·—
ergibt für das Ende des Jahres 1909 einen Kassarest von	K 340·79	K 2800·—
Lire nom.	„ —·—	25·—

Nachweisung des Aktivums.

1. An Barschaft	K 219·98	
2. Postsparkassa-Guthaben	„ 120·81	
3. An Wertpapieren:		
5 Stück 4% ge Kronenrenten u. zw.:		
Nr. 44547	„ —·—	K 2000·—
Nr. 23014, 23015, 23016 und 23017 à 200 K	„ —·—	„ 800·—
Ein italienisches Rotes Kreuz-Los Ser. 2902 Nr. 4 über Lire nom. .	—·—	25·—
Zusammen	K 340·79	K 2800·—
Lire nom.	„ —·—	25·—

Ueberzahlungen haben folgende Mitglieder geleistet und zwar:

à 20 Kronen die P. T. Herren: Dr. Eduard Burkart, Buchduckereibesitzer, Direktor Gustav Heinke, Hofrat Gustav v. Niessl und Dr. Friedrich v. Teuber;

à 10 Kronen die P. T. Herren: Bibliothekar Franz Czermak, Gabriel Freih. v. Gudenus, Hofrat Karl Hellmer, Professor Alfred Hetschko, Professor Dr. Hugo Iltis, Eisenhändler Josef Kafka, August Freiherr v. Phull, Professor Anton Rzehak, Med.-Dr. Ludwig Schmeichler, k. k. Finanzrat Emmerich Steidler und Med.-Dr. David Weiss.

Unter den Spenden etc. per 472 *K* 49 *h* ist weiters eine Spende des Herrn Grafen Wladimir Mittrowsky v. Nemyssl per 200 *K* inbegriffen.

Dieser Bericht wird ohne Debatte dem Ausschusse zur Prüfung vorgelegt; zu Revisoren werden die Herren: Direktor G. Heinke und Med.-Dr. D. Weiß gewählt.

Hierauf legt Herr Finanzrat E. Steidler den Voranschlag für das Jahr 1910 vor.

Voranschlag

des naturf. Vereines in Brünn für das Jahr 1910.

Rubrik	Gegenstand	Voranschlag für das Jahr 1909 K	Antrag für das Jahr 1910 K
	A. Einnahmen.		
1.	Mitgliedsbeiträge	1400	1400
2.	Subventionen, u. zw.:		
	a) vom k. k. Ministerium des Innern K 1100		
	b) vom mährischen Landtage „ 600		
	c) von der Stadtgemeinde Brünn „ 600	2300	2300
3.	Zinsen von Wertpapieren	112	112
4.	Erlös für verkaufte Druckschriften	50	50
5.	Verschiedene Einnahmen wie: Spenden, Ersätze, Zinsen der Postsparkassa etc.	300	300
	Summe der Einnahmen	—	4162
	B. Ausgaben.		
1.	Restzahlung für den XLVII. Band der Verhandlungen u. Abschlagszahlung für den XLVIII. Bd.	1600	1600
2.	Wissenschaftliche Bibliothekswerke und Zeitschriften	200	250
3.	Für das Einbinden derselben	120	120
4.	Des Vereinsdieners Entlohnung 300 K Remuneration 140 „	440	440
5.	Mietzins	1580	1580
6.	Beheizung und Beleuchtung	100	100
7.	Sekretariatsauslagen	200	200
8.	Verschiedene Auslagen	100	100
	Summe der Ausgaben	—	4390
	Der beim Entgegenhalte der Einnahmen und Ausgaben sich ergebende Abgang von 228 K wird voraussichtlich durch hereinzubringende Rückstände an Mitgliedsbeiträgen gedeckt werden.		

Herr Prof. A. Rzehak hält einen Vortrag über die „Zirkularpolarisation“ und demonstriert diese Erscheinung an Quarzplatten mittels einer Projektionsvorrichtung.

Als Mitglied wird aufgenommen:

Herr Dr. phil. Roman Lucerna, Professor am städtischen Mädchenlyzeum in Brünn.

2. Außerordentliche Sitzung am 27. Jänner 1910.

Vortrag des Herrn Prof. O. Abel aus Wien über: „Die Riesenreptilien der Vorwelt“ (mit Skioptikonbildern).

3. Sitzung am 9. Februar 1910.

Vorsitzender: Herr Vizepräsident Prof. **Dr. K. Mikosch.**

Herr Direktor G. Heinke erstattet den Bericht über die Prüfung der Kassagebarung.

Bericht

der Revisoren über die Prüfung der Kassagebarung des naturforschenden Vereines in Brünn für das Jahr 1909.

Gemäß § 19 der Geschäftsordnung hat der Vereinsausschuß in seiner Sitzung vom 4. Februar 1910 aus seiner Mitte die Unterzeichneten zur Prüfung des vom Rechnungsführer Herrn Emmerich Steidler der Monatsversammlung am 12. Jänner 1910 vorgelegten Kassaberichtes bestimmt. — Diese Prüfung hat am 7. Februar 1910 stattgefunden.

Hiebei wurden die Eintragungen des Journales mit den beigebrachten Dokumenten verglichen, die Einstellungen der Jahresrechnung richtig befunden und schließlich ermittelt, daß im Entgegenhalte der gesamten Einnahmen des Jahres 1909

von	K 4638·57
und die Ausgaben von	„ 4297·78
der im Kassaberichte angeführfe Rest von	K 340·79

verblieb.

Dieser Kassarest wurde mit dem Teilbetrage von 219 K 98 h in Barem und von jenem von 120 K 81 h als Postsparkassaguthaben des 31. Dezembers 1910 vorgefunden.

Weiters befanden sich in der Verwahrung des Herrn Rechnungsführers folgende Wertpapiere:

Fünf Stück Obligationen der österreichischen Kronenrente, und zwar:

Nr. 44547 zu	K 2000
Nr. 23014, 23015, 23016 und 23017 zu 200 K	„ 800
zusammen	K 2800
endlich das italienische „Rote Kreuzlos“ Serie 2902 Nr. 4 über Lire nom.	25

Da sich mithin die Rechnungs- und Kassagebarung des naturforschenden Vereines in Brünn für das Jahr 1909 als eine vollständig richtige erwiesen hat, so stellen die gefertigten Revisoren den Antrag: „Die geehrte Versammlung wolle dem Rechnungsführer Herrn Emmerich Steidler das Absolutorium erteilen.“

In Voraussicht der Annahme dieses Antrages und nachdem Herr Emmerich Steidler auch für das Vereinsjahr 1910 als Rechnungsführer wiedergewählt erscheint, wurden die vorgefundenen Kassenbestände, Werteffekten, Bücher und Dokumente in dessen Verwahrung belassen.

Brünn, am 7. Februar 1910.

Die Rechnungsprüfer:

Dr. D. Weiss. **Gustav Heinke.**

Herr Fachlehrer F. Zdobnitzky hält einen Vortrag über: „Wetter und Vogelzug“.

Als Mitglieder werden aufgenommen:

Herr Dr. Franz Branky, k. k. Gymnasialprofessor in Kremsier,

Herr Karl Beer, Professor an der Landesoberrealschule in Kremsier.

4. Sitzung am 9. März 1910.

Vorsitzender: Herr Vizepräsident **Dr. Ed. Burkart.**

Der Vorsitzende teilt mit, daß die abgeänderten Statuten des „Naturforschenden Vereines“ laut Zuschrift der k. k. mähr. Statthalterei vom 3. Februar 1910, Z. 2564, genehmigt worden sind. Sie werden in dem nächsten Bande der „Verhandlungen“ zum Abdruck kommen.

Herr Prof. A. Rzehak demonstriert ein verbessertes Dichroskop.

Herr Assistent Dr. J. Oppenheimer hält einen Vortrag über: „Die Klimaverhältnisse der geologischen Vorzeit".

5. Außerordentliche Sitzung am 14. März 1910.

Vortrag des Herrn Dozenten Dr. Paul Kammerer aus Wien über: „Direkte Beweise füı die Vererbung erworbener Eigenschaften" (mit Skioptikonbildern).

Die Vererblichkeit willkürlich angebildeter Eigenschaften geht heute bereits aus einer großen Zahl von Versuchsreihen hervor, die, falls einwandfrei, alle nach folgendem Schema angeordnet sein müssen: In einer oder mehreren Generationen B wird eine Veränderung hervorgerufen, welche in den Vorfahrengenerationen A und bis zum Versuchsbeginn auch in B selbst noch nicht vorhauden war. Es werden sodann von der letztveränderten Generation B Nachkommengenerationen C gezogen, und zwar ohne Weiterwirkung des verändernden Faktors, also unter Rückversetzung in die dem betreffenden Lebewesen normalen Lebensbedingungen. Kommt trotzdem in C die Veränderung von B abermals zum Vorschein, so hat der Zuchtversuch ihre erbliche Uebertragung bewiesen.

Die konkreten Beispiele, auf welche der Vortragende sich stützt, betreffen Lebewesen aus so verschiedenen Gruppen beider lebendigen Naturreiche, daß man getrost die Allgemeingültigkeit der aufgefundenen Gesetzmäßigkeiten annehmen darf.

(Wo kein Autor genannt, stammt die Versuchsreihe vom Vortragenden selbst.)

I. Vererbung künstlich ausgebildeter Veränderungen bei Pflanzen.

Sommerweizen wurde einerseits in Deutschland angebaut, wo er über 100 Tage bis zur Reife braucht; anderseits in Norwegen, wo er 75 Tage braucht. Norwegischer Weizen, nach Deutschland zurückgebracht, wird in 80 Tagen reif (Schübeler).

II. Vererbung angenommener Instinktvariationen bei Tieren.

Hunde werden an Bier gewöhnt, was nur schwer gelingt; ihre Jungen hingegen gehen gleich von vornherein bereitwillig an den Alkoholkonsum und verschmähen Wasser (Kabrhel). — Schmetterlingsraupen, deren natürliches Futter aus weichen Blättern

besteht, werden mit harten Blättern ernährt; anfangs wollen sie nicht anbeißen, aber schon die nächste Generation nimmt die harten Blätter widerstandslos (Pictet). — Larven des Weidenblattkäfers wurden mit behaarten statt glatten Weidenblättern ernährt; die aus der zweiten und dritten Larvengeneration hervorgehenden fertigen Käfer befestigen ihre Eier bereits vorwiegend auf der neu erworbenen Futterpflanze. (Schröder). — Mottenraupen, welche die Blattspitze umzurollen pflegen, werden durch Abschneiden der Spitze dazu gebracht, die Blattränder einzuwickeln, und ihre Nachkommen tun dies zum Teil schon freiwillig mit nicht verstümmelten Blättern (Schröder). — Kaulquappen von Molchen und Kröten werden an der Verwandlung in den fertigen Lurch verhindert („Neotenie") und bei ihren Nachkommen erlischt der Verwandlungstrieb von selbst. — Geburtshelferkröten, welche normalerweise an ihren Eiern Brutpflege ausüben, geben diese in hoher Temperatur auf und ebenso, ohne den Zwang der erhöhten Temperatur, ihre Nachkommen. In der Kreuzung brutpflegender und nicht brutpflegender Geburtshelferkröten tritt Aufspaltung der Nachkommen im Sinne der Mendelschen Vererbungsregeln ein, doch mit der Komplikation, daß das dominante Merkmal am Vater haftet. — Larvengebärende Feuersalamander nehmen die Fortpflanzungsgewohnheiten der vollmolchgebärenden Alpensalamander an und umgekehrt.

III. Vererbung künstlich hervorgebrachter körperlicher Veränderungen.

Feuersalamander werden, wenn jahrelang auf gelbem Untergrund gehalten, vorwiegend gelb, auf schwarzem Grunde vorwiegend schwarz, und ihre Nachkommen behalten lange den Reichtum der betreffenden Farbe, wenn sie selbst auch auf entgegengesetzt gefärbter Unterlage großgezogen wurden. Die von den Eltern angehäuften Farbstoffe erfahren außerdem bei den Kindern sekundär eine zweiseitig symmetrische Anordnung. — Nesselfalter (Standfuß) und Bärenspinner (Fischer) werden durch Frosttemperaturen, Stachelbeerspanner (Schröder) durch Hitze geschwärzt, und ein Teil ihrer bei gewöhnlicher Temperatur aufgezogenen Nachkommen ist im Sinne der Erzeuger verändert. — Dasselbe trifft bei Schwammspinnern (Pictet) zu, deren Raupen, statt mit Eiche, mit Nuß (Ausbleichung, Verzwergung) oder

Esparsette (Verdunkelung, Riesenwuchs) aufgefüttert wurden. — Temperatur- und Feuchtigkeitsextreme ändern Gestalt und Farbe der Kartoffelblattkäfer, jedoch in derselben Generation nur dann, wenn die Puppe, in den späteren Generationen nur dann, wenn der Käfer selbst den betreffenden Einflüssen unterworfen wurde. Die Kreuzung dieser Experimentformen, gleichwie der in der Natur gesammelten, ihnen entsprechenden Rassen mit der Grundform folgt dem Mendelschen Spaltungsschema (Tower). — Bei 30 bis 35 Grad Celsius gehaltene Ratten ergeben eine spärlich behaarte, frühreife Zwergrasse; ebenso sehen die Nachkommen aus, falls nur die Begattung der Eltern noch in der Wärme stattfinden durfte (Przibram).

6. Sitzung am 13. April 1910.

Vorsitzender: Herr Vizepräsident **Dr. Ed. Burkart.**

Herr Fachlehrer K. Schirmeisen hält einen Vortrag über: „Die Entstehung des Tierkreises“, auf Grund eigener Forschungsergebnisse.

7. Sitzung am 11. Mai 1901.

Vorsitzender: Herr Präsident **Dr. Stephan Baron von Haupt-Buchenrode.**

Herr Prof. Dr. H. Löschner hält einen durch Skioptikonbilder illustrierten Vortrag „über Kometen, mit besonderer Rücksicht auf den Halleyschen Kometen“.

Als Mitglieder werden aufgenommen:

Herr Landesbaumeister Wilhelm Kausek in Brünn,

Herr Dr. phil. Studnička, Dozent an der k. k. tschech. techn. Hochschule in Brünn,

Herr Fritsch, Bürgerschuldirektor in Eisgrub.

8. Sitzung am 12. Oktober 1910.

Vorsitzender: Herr Vizepräsident Prof. **Dr. K. Mikosch.**

Einläufe: Von Herrn Direktor i. R. Ad. Oborny in Znaim: 400 Stück getrocknete Pflanzen;

von Herrn Satory: 100 Stück Schmetterlinge.

Herr Med. & phil. Dr. E. Löwenstein hält einen Vortrag über: „Die Grundzüge des Aufbaues und der Funktionen des menschlichen Zentralnervensystems“ (I. Teil).

Ueber Vorschlag des Ausschusses werden die Herren:

Prof. Dr. William Bateson in Cambridge und

Prof. Dr. Erich v. Tschermak in Wien

zu Ehrenmitgliedern des „Naturforschenden Vereines“ ernannt.

9. Sitzung am 9. November 1910.

Vorsitzender: Herr Vizepräsident Prof. **Dr. K. Mikosch.**

Herr Med. & phil. Dr. E. Löwenstein hält den zweiten Teil seines Vortrages über: „Die Grundzüge des Aufbaues und der Funktionen des menschlichen Zentralnervensystems“.

Ueber Antrag des Ausschusses werden die Herren:

Direktor i. R. Adolf Oborny in Znaim,

Prof. Dr. B. Hatschek in Wien und

„ „ K. Grobben in Wien

zu Ehrenmitgliedern des „Naturforschenden Vereines“ ernannt.

Als Mitglieder werden aufgenommen die Herren:

Dr. phil. Emil Strecker, Assistent an der k. k. deutschen techn. Hochschule in Brünn,

V. J. Procházka, Geologe und Dozent an der k. k. tschech. techn. Hochschule in Brünn.

10. Außerordentliche Sitzung am 7. Dezember 1910.

Vortrag des Herrn Dr. Kurt Floericke aus Esslingen über „Naturschutzparke“ (mit Skioptikonbildern).

11. Jahresversammlung am 14. Dezember 1910.

Vorsitzender: Herr Vizepräsident Prof. **Dr. K. Mikosch.**

Der Vorsitzende bemerkt, daß den neuen Statuten gemäß künftighin die letzte Vollversammlung jedes Jahres als Jahresversammlung zu gelten habe. Ueber die Vorteile dieser Aenderung wird der Tätigkeitsbericht für das zur Neige gehende Jahr nähere Aufschlüsse geben.

Der erste Sekretär Herr Prof. A. Rzehak, erstattet hierauf folgenden Tätigkeitsbericht für das Jahr 1910.

Hochansehnliche Versammlung!

Nach § 19 unserer neuen Statuten, die mit Zuschrift der k. k. mährischen Statthalterei vom 3. Februar 1910, Z. 2564, behördlich genehmigt wurden, hat künftighin die letzte Vollversammlung im Jahre als „Jahreshauptversammlung" zu gelten. Es bleiben dieser Versammlung wie bisher vorbehalten: die Erstattung des Tätigkeitsberichtes und des Berichtes über die Kassagebarung, sowie die Wahl des Vorstandes, des Ausschusses und der Rechnungsrevisoren. Durch die Verlegung der Jahresversammlung aus dem Monat Jänner in den vorangehenden Dezember soll einem Uebelstande, der sich schon seit Jahren fühlbar gemacht hat, nach Tunlichkeit abgeholfen werden; ich meine nämlich das späte Erscheinen der Vereinsschriften, welches bisher in der Regel in den Spätherbst fiel, so daß die mit der Verteilung der „Verhandlungen" an die Mitglieder verknüpfte Einkassierung der Jahresbeiträge fast immer in die erfahrungsgemäß ungünstigste Zeit, nämlich in die Monate Dezember und Jänner fiel. Auch der jeweilige Tätigkeitsbericht kam verhältnismäßig spät in die Hände der Mitglieder, denn er bezog sich bisher immer auf ein Vereinsjahr, welches gegen das Publikationsjahr um zwei Jahre zurückstand. Auch dieser Uebelstand wird künftighin vermieden, indem sich der in den „Sitzungsberichten" erscheinende Bericht stets auf das der Publikation der „Verhandlungen" unmittelbar vorhergehende Vereinsjahr beziehen wird.

Was nun die wissenschaftliche Tätigkeit unseres Vereines im Jahre 1910 anbelangt, so muß zunächst mit Befriedigung konstatiert werden, daß sich auch in diesem Jahre die mit wissenschaftlichen Vorträgen verbundenen Vollversammlungen eines zahlreichen Besuches, insbesondere durch Gäste, zu erfreuen hatten; namentlich solche Vorträge, die Themata von allgemeinem Inhalt behandelten, versammelten stets einen großen Kreis von Zuhörern. Auch die drei außerordentlichen Vortragsabende, die der Verein im Jahre 1910 veranstaltet hat, wiesen einen guten Besuch auf. Es waren dies: am 27. Jänner 1910 ein Vortrag des Herrn Dr. O. Abel aus Wien über: „Die Riesenreptilien der Vorwelt" (mit Lichtbildern); am 14. März 1910 ein Vortrag

des Herrn Dr. Paul Kammerer aus Wien über: „Vererbung erworbener Eigenschaften" (mit Lichtbildern); endlich am 7. Dezember 1910 ein Vortrag des Herrn Dr. Kurt Floericke aus Eßlingen über: „Naturschutzparke".

Der lebhafteren Teilnahme an unseren Veranstaltungen keineswegs entsprechend ist der Zuwachs an neuen Mitgliedern, indem während des Jahres 1910 bloß 8 solche aufgenommen wurden. Da unser Verein in Brünn der einzige deutsche Verein ist, der sich ausschließlich der Pflege der Naturwissenschaften widmet, so steht seine Mitgliederzahl immer noch in einem argen Mißverhältnis zu der Einwohnerzahl unserer Stadt.

Dagegen dürfen wir mit Genugtuung hervorheben, daß es uns trotz der ungünstigen Verhältnisse gelungen ist, das hohe Ansehen, welches unser Verein in auswärtigen wissenschaftlichen Kreisen seit jeher genossen hat, ungeschmälert zu erhalten. Gerade das zur Neige gehende Jahr durfte für unseren Verein insofern eines der bedeutungsvollsten sein, als es im Zeichen des großen Naturforschers Gregor Mendel, unseres einstigen Mitgliedes, gestanden ist und Gelegenheit geboten hat, anläßlich der Enthüllung des Mendel-Denkmales auch den Namen des „Naturforschenden Vereines in Brünn" über Land und Meer zu tragen, so weit gebildete Menschen wohnen. Die von Mendel selbst gesprochenen prophetischen Worte: „Meine Zeit wird noch kommen!" sind endlich in Erfüllung gegangen und es gereicht unserem Vereine gewiß zur Ehre, daß die von ihm ausgegangene und nach Kräften propagierte Idee, der allseitigen und bedingungslosen Anerkennung, die der „Mendelismus" nach und nach gefunden hat, durch die Errichtung eines Denkmals auch einen sichtbaren Ausdruck zu geben, verhältnismäßig rasch verwirklicht werden konnte.

Ausführliche Mitteilungen über die Tätigkeit des Mendeldenkmal-Komitees und über die erhebende Feier, die sich an die Enthüllung des Denkmals knüpfte, werden an anderer Stelle gemacht. Hier sei nur so viel bemerkt, daß der Ausschuß des „Naturforschenden Vereines" beschlossen hat, den diesjährigen Band der „Verhandlungen" dem Andenken Gregor Mendels zu widmen und in diesen Band nebst einer Biographie Mendels auch seine wichtigsten Arbeiten, sowie andere, auf die Mendelschen Lehren basierte Abhandlungen aufzunehmen. Von mehreren hervorragenden Fachmännern liegen solche Abhandlungen teils

bereits vor, teils wurde ihre Einsendung in sichere Aussicht gestellt; wir dürfen demnach jetzt schon sagen, daß der „Mendelband" unserer „Verhandlungen" nicht nur eine wertvolle wissenschaftliche Publikation, sondern auch ein Denkmal aere perennius für den großen Naturforscher sein werde.

Nach längerer Pause ist es uns endlich möglich geworden, mit dem 48. Bande der „Verhandlungen" auch wieder einen Jahrgang der „Berichte der meteorologischen Kommission" herauszugeben. Wir knüpfen an diese erfreuliche Tatsache die Hoffnung, daß fortan die Veröffentlichung der erwähnten Berichte alljährlich ohne Störung erfolgen werde. Herrn Professor Dr. A. Szarvassi sei für die Durchführung der mühevollen Arbeit auch an dieser Stelle der herzlichste Dank ausgesprochen.

Im Jahre 1910 wurden folgende um die Wissenschaft hochverdiente Männer zu Ehrenmitgliedern unseres Vereines ernannt:

Herr Prof. Dr. William Bateson in Cambridge.
„ „ Dr. Berthold Hatschek in Wien.
„ „ Dr. Karl Grobben in Wien.
„ „ Direktor i. R. Adolf Oborny in Znaim.
„ „ Prof. Dr. Erich v. Tschermak in Wien.

Durch den Tod wurden uns im Berichtsjahre die langjährigen Mitglieder: Franz Bartsch, k. k. Hofrat i. R., Med.-Dr. Leopold Liehmann, Stadtphysikus Hugo Reichsritter von Manner, Gutsbesitzer in Brumow und August Freiherr von Phull, entrissen; wir wollen ihrer stets in Ehren gedenken.

Es erübrigt nur noch, allen unseren wissenschaftlichen Mitarbeitern, die unsere Bestrebungen durch die Abhaltung von Vorträgen, durch Einsendung von Beiträgen für unsere „Verhandlungen" oder durch Zuwendung von Naturalien gefördert haben, den innigsten Dank der Vereinsleitung zum Ausdruck zu bringen. Besonderer Dank gebührt auch jenen Korporationen und Persönlichkeiten, die es uns durch Zuwendung von Subventionen oder außerordentlichen Beiträgen ermöglicht haben, die bedeutenden Auslagen, die uns alljährlich durch die Miete der Vereinslokalitäten und durch die Herausgabe der „Verhandlungen" erwachsen, zum großen Teile zu decken. An erster Stelle ist hier unser verehrter Präsident, Dr. Stephan Freiherr von Haupt-Buchenrode, zu nennen, welcher durch eine Spende von 1000 K dem allzeit notleidenden Vereinssäckel eine

wahre Wohltat erwiesen hat. Herr Wladimir Graf Mittrowsky ließ uns, wie in den früheren Jahre, so auch im Berichtsjahre einen außerordentlichen Beitrag von 200 K zukommen, während wir dem mährischen Landesausschusse und der löblichen Stadtgemeinde Brünn für die Gewährung von Subventionen (von je 600 K) zu Dank verpflichtet sind.

Der Bericht wird ohne Debatte genehmigt.

Bericht

über die Kassagebarung des naturforschenden Vereines in Brünn im Jahre 1910.

Empfänge.	Bargeld und Postsparkassa	Wertpapiere
1. Rest mit Ende des Jahres 1909 .	*K* 340·79	*K* 2800·—
nebst Lire nom.	„ —·—	25·—
2. Jahresbeiträge der Mitglieder . .	„ 1028·—	
3. Gründerbeitrag des Herrn Dr. Stephan Freiherrn von Haupt-Buchenrode	„ 1000·—	
4. Subventionen:		
a) vom k. k. Ministerium des Innern	„ 1100·—	
b) vom mähr. Landesausschusse .	„ 600·—	
c) vom Brünner Gemeinderate . .	„ 600·—	
5. Effektenzinsen	„ 112·—	
6. Erlös für verkaufte Druckschriften	„ 9·—	
7. Spenden, Postsparkassazinsen usw.	„ 283·13	
Summe . . .	*K* 5072·92	*K* 2800·—
Lire nom. . . .	—·—	25·—

Ausgaben.	
1. Restzahlung für den XLVII. Band der Verhandlungen und Abschlagszahlung für den XLVIII. Band. .	*K* 1601·86
2. Wissenschaftliche Bibliothekswerke und Zeitschriften.	„ 204·—
3. Für das Einbinden derselben . .	„ 178·—
4. Dem Vereinsdiener an Entlohnung 300 *K* und an Remuneration 140 *K*	„ 440·—
Fürtrag . . .	*K* 2423·86

	Bargeld	Wertpapiere
Uebertrag . . .	K 2423·86	
5. Mietzins	„ 1574·40	
6. Beheizung und Beleuchtung . . .	„ 61·20	
7. Sekretariatsauslagen	„ 141·40	
8. Verschiedene Auslagen	„ 67·22	
Summe . . .	K 4268·08	
Verglichen mit den Einnahmen .	„ 5072·92	K 2800·—
nebst Lire nom.	„ —·—	25·—
ergibt sich ein Kassarest mit Ende des Jahres 1910 im Betrage von:	K 804·84	K 2800·—
nebst Lire nom.	„ —·—	25·—

Nachweisung des Aktivums.

	Bargeld	Wertpapiere
1. An Barschaft	K 583·74	
2. Guthaben der Postsparkassa einschließlich der Stammeinlage	„ 221·10	
3. 4% ge Kronenrente Nr. 44547 . . .	„ —·—	K 2000·—
4% ge Kronenrente Nr. 23014, 23015, 23016 und 23017 à 200 K	„ —·—	„ 800·—
Zusammen obige . . .	K 804·84	K 2800·—
4. Hiezu das italienische Rote Kreuz-Los Ser. 2902 Nr. 4, Lire nom.	„ —·—	25·—

Ueberzahlungen haben geleistet:

à 20 Kronen die P. T. Herren: Dr. Eduard Burkart, Direktor Gustav Heinke, Hofrat Gustav von Niessl, Privatier Franz Stohandl und Dr. Friedrich Edler von Teuber;

à 10 Kronen die P. T. Herren. Bibliothekar Franz Czermak, Gabriel Freih. von Gudenus, Hofrat Karl Hellmer, Professor Alfred Hetschko, Professor Dr. Hugo Iltis, Eisenhändler Josef Kafka, Fabrikant Julius Robert (Gr.-Seelowitz), Professor Anton Rzehak, Med.-Dr. Ludwig Schmeichler, k. k. Finanzrat Emmerich Steidler und Med.-Dr. David Weiss.

Außerdem ist unter den verschiedenen Einnahmen eine Spende des Herrn Grafen Wladimir Mittrowsky v. Nemyssl per 200 *K* inbegriffen.

Brünn, am 31. Dezember 1910.

E. Steidler,
Rechnungsführer.

Voranschlag

des naturf. Vereines in Brünn für das Jahr 1911.

Rubrik	Gegenstand	Voranschlag für das Jahr 1910 K	Antrag für das Jahr 1911 K
	A. Einnahmen.		
1.	Jahresbeiträge der Mitglieder	1400	1400
2.	Subventionen, u. zw.:		
	a) vom k. k. Ministerium des Innern . K 1100		
	b) vom mährischen Landtage . . . . . „ 600		
	c) von der Stadtgemeinde Brünn . . . „ 600	2300	2300
3.	Zinsen von Wertpapieren	112	112
4.	Erlös für verkaufte Druckschriften	50	50
5.	Verschiedene Einnahmen, wie: Spenden, Ersätze u. s. w.	300	300
	Summe der Einnahmen	4162	4162
	B. Ausgaben.		
1.	Restzahlung für den XLVIII. Band der Verhandlungen u. Abschlagszahlung für den XLIX. Bd.	1600	1600
2	Für wissenschaftliche Bibliothekswerke und Zeitschriften	200	150
3.	Für das Einbinden derselben	120	120
4.	Dem Vereinsdiener a) an Entlohnung . K 300		
	b) an Remuneration „ 140	440	440
5.	Mietzins	1580	1580
6.	Beheizung und Beleuchtung	100	80
7.	Sekretariatsauslagen	200	150
8.	Verschiedene Auslagen	100	70
	Summe der Ausgaben	—	4190
	Das präliminierte Mehrerfordernis von 28 K wird durch voraussichtlich hereinzubringende Rückstände an Mitgliedsbeiträgen gedeckt werden.		

E. Steidler,
Rechnungsführer.

Die Voranschläge wurden ohne Abänderung genehmigt.

Herr Bibliothekar F. Czermak erstattet den nachstehenden

Bericht

über den Stand der Bibliothek des naturforschenden Vereines für die Jahre 1909 und 1910.

In den abgelaufenen beiden Jahren haben sich die Geschäfte der Bibliothek in normaler Weise abgewickelt.

Aus nachstehender tabellarischer Zusammenstellung ist der Zuwachs an Werken zu entnehmen.

	1909	1910	Zuwachs
A. Botanik	1045	1063	18
B. Zoologie	1047	1074	27
C. Anthropologie und Medizin . .	1334	1347	13
D. Mathematische Wissenschaften.	1317	1336	19
E. Chemie.	1372	1378	6
F. Mineralogie	861	881	20
G. Gesellschaftsschriften	674	697	23
H. Varia	942	950	8
Summe . . .	5892	8726	134

Dieser Zuwachs rührt teils von den wissenschaftlichen Gesellschaften und Instituten her, mit denen der Verein im Schriftentausche steht, teils aber auch von den zahlreichen Spenden, die der Bibliothek zugekommen sind:

Folgende Herren haben der Bibliothek Bücher gespendet:

J. Dörfler, Prof. Dr. Jos. Fahringer, Romuald Formanek, Prof. Dr. Josef Habermann, Josef Heller, Julius Horniak, Charles Janet, Prof. Dr. H. Iltis, Dr. Martin Kříž, Prof. Heinr. Laus, Hofrat G. v. Niessl, Dr. B. Placzek, Dr. Otto Porsch, Jos. Fanl, O. Richter, Prof. A. Rzehak, P. Franz Schwab.

Besonders hervorzuheben ist das wertvolle Geschenk des Herrn Prof. Dr. August von Vogl in Wien, welcher seine sämtlichen Werke spendete.

Auf Vereinskosten wurden folgende Zeitschriften gehalten:

Neues Jahrbuch für Mineralogie, Zentralblatt für Mineralogie, Zeitschrift für Botanik, Oesterreichische botanische Zeitschrift, Hedwigia und das Nachrichtsblatt der deutschen malakozoologischen Gesellschaft.

Der naturforschende Verein steht jetzt mit 295 wissenschaftlichen Gesellschaften im Schriftentausche.

Neu hinzugekommen sind folgende:

1. Aschaffenburg: Naturwissenschaftlicher Verein.
2. Berlin: Entomologisches National-Museum.
3. Claremont: Pomona College.
4. Helsingfors: Meteorologische Zentral-Anstalt.
5. London: Meteorological Office.
6. Stockholm: Hydrographisches Bureau.

Die Raumverhältnisse in der Bibliothek werden immer beengtere; die Aufstellung eines neuen Bücherregales hat nur eine geringe Abhilfe geschaffen. Es wird schon in nächster Zeit an den Verein die Notwendigkeit herantreten, eine Anzahl älterer, nicht mehr benützter Werke durch Verkauf aus der Bibliothek auszuscheiden.

Franz Czermak,
Bibliothekar.

Die hierauf vorgenommene Neuwahl des Vorstandes und des Ausschusses ergab folgendes Resultat:

Vizepräsidenten: Herr Hofrat *E. Donath*, k. k. Hochschulprofessor, und Herr Med.-Dr. *B. Sellner*.

Sekretäre: Herr *A. Rzehak*, k. k. Hochschulprofessor und Herr Dr. *H. Iltis*, k. k. Gymnasialprofessor.

Rechnungsführer: Herr *E. Steidler*, k. k. Finanzrat.

Ausschußmitglieder: Die Herren: Dr. *E. Burkart*, Buchdruckereibesitzer, *F. Czermak*, Privatier, *K. Czižek*, Fachlehrer, Dr. *J. Habermann*, Hofrat und k. k. Hochschulprofessor, *G. Heinke*, Wasserwerksdirektor, Dr. *O. Leneczek*, k. k. Professor, Dr. *K. Mikosch*, k. k. Hochschulprofessor, Med.-Dr. *L. Schmeichler*, Dozent an der k. k. techn. Hochschule, Dr. *A. Szarvassi*, a. ö. Hochschulprofessor, Med.-Dr. *D. Weiss*, *A. Wildt*, Bergingenieur i. R., *F. Zdobnitzky*, Fachlehrer.



Abhandlungen.

(Für den Inhalt der in dieser Abteilung enthaltenen wissenschaftlichen Mitteilungen sind die Verfasser allein verantwortlich.)



Vorwort.

Seit der denkwürdigen Sitzung des naturforschenden Vereines am 8. Februar 1865, in der P. Gregor Mendel, Professor an der Brünner Staatsrealschule, „einen Vortrag über Pflanzenhybriden“ gehalten hat, sind mehr als sechsundvierzig Jahre verstrichen. Wenn man die Sitzungsberichte und die Vereinsprotokolle aus jener Zeit noch so aufmerksam durchgeht, so wird man doch nichts finden, was eine tiefere Anteilnahme an den von Mendel entdeckten Gesetzmäßigkeiten und den von ihm aufgeworfenen Problemen verraten würde. Da nun heute jedermann weiß, daß jener Vortrag, der in dem IV. Bande unserer Berichte gedruckt erschienen ist, zu den klassischen Werken der Naturwissenschaft gehört und auf die moderne Biologie den tiefsten und nachhaltigsten Einfluß genommen hat und noch weiter nehmen wird, so liegt, namentlich für den Laien, der Gedanke nahe, den damaligen Mitgliedern des naturforschenden Vereines aus der Verkennung der Bedeutung von Mendels Werk, das ja vor elf Jahren erst aus dem Staub der Bibliotheken hervorgezogen werden mußte, einen Vorwurf zu machen. Und doch wäre nichts verfehlter und ungerechter!

Vor allem war unser Verein keineswegs das einzige Forum, das damals über Mendels Forschungen zu entscheiden hatte. Ein ausgebreiteter Schriftentausch brachte den Band der „Verhandlungen“ in mehr als 120 wissenschaftliche Vereine und Gesellschaften. Und selbst wenn man annehmen wollte, daß in allen diesen Fällen Mendels Abhandlung das traurige Los gehabt hat, unaufgeschnitten auf die Regale wandern zu müssen, so wissen wir doch heute, daß zwei der bedeutendsten Biologen jener Tage, Anton Kerner von Marilaun[1]) und Carl von Nägeli[2]) die beide mehr als alle anderen berufen gewesen wären, Mendels

[1]) Kronfeld E. A.: „Anton Kerner von Marilaun“, Wien 1909, p. 299.

[2]) „Gregor Mendels Briefe an Carl Nägeli, 1876—1873“. Herausgegeben von C. Correns, Leipzig 1905.

Gedankengang zu verstehen, seine Arbeit kannten, ohne ihre Bedeutung zu erfassen.

Wenn es nun feststeht, daß nicht etwa nur der Brünner Verein, sondern die ganze damalige Zeit in Mendels Gedankenwelt nicht einzudringen vermochte, so stellt sich ganz von selbst die Frage nach dem Grunde dieser Verständnislosigkeit ein.

Einer der Gründe, der hauptsächlichste wohl, wird uns klar, wenn wir in den Sitzungsberichten des Bandes blättern, der Mendels Arbeit enthält. Da finden wir, daß in der Sitzung, die Mendels Vortrag vorausging, eines der hervorragendsten Mitglieder des Vereines, Professor Alexander Makowsky, schwungvoll und begeistert über „Darwins Theorie der organischen Schöpfung" gesprochen hat. Wir, die wir heute nach so langer Zeit, immer noch unter der faszinierenden Gewalt jener wundervollen Kombination von Tatsachen und Gedanken stehen, begreifen es, daß damals dieses neue Thema die Geister mit sich reißen und gefangennehmen mußte. Das psychologische Gesetz von der Enge des Bewußtseins gilt nicht nur für Personen, sondern auch für Generationen; und da das Bewußtsein der Zeit durch die Flut von Gedanken, die sich aus der Theorie und ihren Konsequenzen ergeben, ganz erfüllt war, so ist es verständlich, daß man sich nicht erst die Mühe gab, Mendels tiefe und eigenartige Gedanken, die sich ja auf verwandte Probleme bezogen, zu apperzipieren.

Man möge diese kleine Apologie entschuldigen, die vor allem für das einheimische, nunmehr sehr kritische Publikum bestimmt ist. Wenn unseren Verein aber auch für die Nichtbeachtung der Mendelschen Versuche keine Schuld trifft, so ist uns doch die Ehrenschuld geblieben, das Andenken des stillen Mannes aus dem Altbrünner Augustinerstift in seiner Heimat lebendig zu erhalten. In der Mitte unseres Vereines wurde der Plan gefaßt, als sichtbares Zeichen der Dankbarkeit für Gregor Mendel ein würdiges Denkmal zu errichten; die energische Arbeit unserer Mitglieder war es vor allem, welche in der kurzen Zeit von vier Jahren diesem Plan zur Durchführung verholfen hat. Bei der Enthüllung des Mendeldenkmals an dem schönen sonnigen Oktobertage, der die Mendelisten aller Länder in unserer Stadt vereinigt sah, wurde an einige der erschienenen Gäste die Bitte um einen Beitrag für unsere Verhandlungen gerichtet. Die günstige Aufnahme, die diese Bitte fand, hat uns

bewogen, diesen dem Andenken Mendels gewidmeten Festband herauszugeben.

Wir glaubten nun, einen solchen Band nicht würdiger einleiten zu können, als durch einen Neudruck der in unseren früheren Jahrgängen publizierten Arbeiten Mendels. Zwar haben die beiden hybridologischen Arbeiten in der von Professor Dr. E. von Tschermak edierten Ausgabe in Ostwalds Klassikern[1]) Eingang gefunden und sind so dem wissenschaftlichen Publikum zugänglich geworden[2]). Doch erscheint einerseits eine Ausgabe im Originalformat erwünscht, umsomehr, als wir an der Hand des in unserem Besitze befindlichen Originalmanuskriptes der Pisumarbeit in der Lage waren, die, wenn auch wenig zahlreichen Druckfehler zu berichtigen; andererseits aber entsprechen wir mit dem Neudrucke einem oft geäußerten Wunsche unserer Mitglieder.

Neben den beiden klassischen Arbeiten erscheint auch zum erstenmale der Aufsatz Mendels über die Windhose am 13. Oktober 1870 im Neudruck. Wenn auch dieses Schriftchen nach seiner Bedeutung sich mit den beiden erstgenannten Arbeiten nicht vergleichen kann, so erscheint es doch interessant, Gregor Mendel darin als Meteorologen kennen zu lernen, da er dieser Wissenschaft eine womöglich noch intensivere Arbeit zuwandte als seinen Kreuzungsversuchen. Während er die Kreuzungsversuche nur bis zum Jahre 1871 fortsetzte[3]), führte er seine meteorologischen Beobachtungen, wie aus seinen mir vorliegenden überaus sorgfältigen Aufzeichnungen zu ersehen ist, bis zum 31. Dezember 1883 fort und trug auch bis zu diesem Datum, also noch sechs Tage vor seinem Tode, die bezüglichen Angaben mit eigener Hand in sein Journal ein. Daß übrigens Mendels meteorologische Arbeiten allein ihm einen, wenn auch nicht berühmten so doch geachteten Namen in der Wissenschaft verschafft hätten, wurde schon des öfteren von berufener Seite betont[4]) und geht auch aus einem im Archiv des natur-

[1]) „Versuche über Pflanzenhybriden" von Gregor Mendel. Herausgegeben von Emil Tschermak. Ostwalds Klassiker der exakten Wissenschaften. Nr. 121. Leipzig 1901. (Eine Neuauflage steht bevor).

[2]) Die erste der beiden Arbeiten erschien auch, von K. Goebel herausgegeben, in der „Flora", Bd. 80, S. 364 (1901).

[3]) Siehe Gregor Mendels Briefe an Carl Nägeli, l. c. p. 191, 1873.

[4]) Liznar J.: „Ueber das Klima von Brünn". Verh. des naturf. Ver. in Brünn, 1885.

forschenden Vereines befindlichen Briefe Buys-Ballots an Mendel hervor, in dem der berühmte Meteorologe Mendel um Ueberlassung seiner Daten bat; allerdings ist dieser Brief vom 9. März 1885 datiert und traf Mendel nicht mehr unter den Lebenden.

Weiters aber war für die Drucklegung dieses Aufsatzes der Umstand maßgebend, daß durch die anschauliche, lebendige und stellenweise humorvolle Darstellung die Person des Forschers selbst uns näher gerückt und vertrauter wird.

Der Neudruck der berühmten Arbeit „Versuche über Pflanzenhybriden" hält sich getreu an das Originalmanuskript, das wohl erhalten ist und wie alle Manuskripte Mendels auf das sorgfältigste und fast ohne Korrektur geschrieben erscheint. Die Paginierung erfolgte genau nach der des Erstdruckes aus dem IV. Bande dieser Verhandlungen, die Seitenzahlen des Manuskriptes wurden in Klammern an den betreffenden Stellen hinzugefügt. Die Druckfehler des Erstdruckes wurden, soweit sie nicht wesentlich erscheinen, stillschweigend korrigiert. In einigen Fällen wurde in Fußnoten auf sie aufmerksam gemacht.

Die Arbeit über Hieraciumbastarde und der Aufsatz über die Windhose sind den Erstdrucken in diesen Verhandlungen vollständig konform.

Es erübrigt uns noch, dem „Mendelband" unserer Verhandlungen Glück auf den Weg zu wünschen und den Forschern zu danken, die sich in liebenswürdiger Weise zur Mitarbeit bereit erklärten. Die Namen dieser Forscher sind die beste Bürgschaft dafür, daß man diesen Mendelband nicht erst nach fünfunddreißig Jahren zu entdecken brauchen wird.

Brünn, im Jänner 1911.

Hugo Iltis.

Versuche über Pflanzen-Hybriden.

Von

Gregor Mendel.

(Vorgelegt in den Sitzungen vom 8. Februar und 8. März 1865.)

Einleitende Bemerkungen.

Künstliche Befruchtungen, welche an Zierpflanzen desshalb vorgenommen wurden, um neue Farben-Varianten zu erzielen, waren die Veranlassung zu den Versuchen, die hier[1]) besprochen werden sollen. Die auffallende Regelmässigkeit, mit welcher dieselben Hybridformen immer wiederkehrten, so oft die Befruchtung zwischen gleichen Arten geschah, gab die Anregung zu weiteren Experimenten, deren Aufgabe es war, die Entwicklung der Hybriden in ihren Nachkommen zu verfolgen.

Dieser Aufgabe haben sorgfältige Beobachter, wie Kölreuter, Gärtner, Herbert, Lecoq[2]), Wichura u. a. einen Theil ihres Lebens mit unermüdlicher Ausdauer geopfert. Namentlich hat Gärtner in seinem Werke „die Bastarderzeugung im Pflanzenreiche" sehr schätzbare Beobachtungen niedergelegt, und in neuester Zeit wurden von Wichura gründliche Untersuchungen über die Bastarde der Weiden veröffentlicht. Wenn es noch nicht gelungen ist, ein allgemein giltiges Gesetz für die Bildung und Entwicklung der Hybriden aufzustellen, so kann das Niemanden Wunder nehmen, der den Umfang der Aufgabe kennt und die Schwierigkeiten zu würdigen weiss, mit denen Versuche [2][3]) dieser Art zu kämpfen haben. Eine endgiltige Entscheidung kann erst dann erfolgen, bis Detail-Versuche aus den verschiedensten Pflanzen-Familien vorliegen. Wer die Ar-

[1]) Im Erstdruck: her. — [2]) Im Erstdruck: Lecocq. — [3]) Im Manuskript 2. Seite.

beiten auf diesem Gebiete überblickt, wird zu der Ueberzeugung gelangen, dass unter den zahlreichen Versuchen keiner in dem Umfange und in der Weise durchgeführt ist, dass es möglich wäre, die Anzahl der verschiedenen Formen zu bestimmen, unter welchen die Nachkommen der Hybriden auftreten, dass man diese Formen mit Sicherheit in den einzelnen Generationen ordnen und die gegenseitigen numerischen Verhältnisse feststellen könnte. Es gehört allerdings einiger Muth dazu, sich einer so weit reichenden Arbeit zu unterziehen; indessen scheint es der einzig richtige Weg zu sein, auf dem endlich die Lösung einer Frage erreicht werden kann, welche für die Entwicklungs-Geschichte der organischen Formen von nicht zu unterschätzender Bedeutung ist.

Die vorliegende Abhandlung bespricht die Probe eines solchen Detail-Versuches. Derselbe wurde sachgemäss auf eine kleinere Pflanzengruppe beschränkt und ist nun nach Verlauf von acht Jahren im Wesentlichen abgeschlossen. Ob der Plan, nach welchem die einzelnen Experimente geordnet und durchgeführt wurden, der gestellten Aufgabe entspricht, darüber möge eine wohlwollende Beurtheilung entscheiden.

Auswahl der Versuchspflanzen.

[3] [1]) Der Werth und die Geltung eines jeden Experimentes wird durch die Tauglichkeit der dazu benützten Hilfsmittel, so wie durch die zweckmässige Anwendung derselben bedingt. Auch in dem vorliegenden Falle kann es nicht gleichgültig sein, welche Pflanzenarten als Träger der Versuche gewählt und in welcher Weise diese durchgeführt wurden.

Die Auswahl der Pflanzengruppe, welche für Versuche dieser Art dienen soll, muss mit möglichster Vorsicht geschehen, wenn man nicht im Vorhinein allen Erfolg in Frage stellen will.

Die Versuchspflanzen müssen nothwendig

1. Constant differirende Merkmale besitzen.

2. Die Hybriden derselben müssen während der Blüthezeit vor der Einwirkung jedes fremdartigen Pollens geschützt sein oder leicht geschützt werden können.

3. Dürfen die Hybriden und ihre Nachkommen in den aufeinander folgenden Generationen keine merkliche Störung in der Fruchtbarkeit erleiden.

Fälschungen durch fremden Pollen, wenn solche im Verlaufe des Versuches vorkämen und nicht erkannt würden, müssten zu ganz irrigen Ansichten führen. Verminderte Fruchtbarkeit, oder gänzliche Sterilität einzelner Formen, wie sie unter den Nachkommen vieler Hybriden auftreten, würden die Versuche sehr erschweren oder ganz vereiteln. Um die Beziehungen zu erkennen, in welchen die Hybridformen zu einander selbst und zu ihren Stammarten stehen, erscheint es als nothwendig, dass die Glieder der Entwicklungsreihe in jeder einzelnen Generation vollzählig der Beobachtung unterzogen werden.

Eine besondere Aufmerksamkeit wurde gleich Anfangs den Leguminosen wegen ihres eigenthümlichen Blüthenbaues zugewendet. Versuche, welche mit mehreren Gliedern dieser Familie angestellt wurden, führten zu dem Resultate, dass [4] das Genus Pisum den gestellten

[1]) Im Manuskript 3. Seite.

Anforderungen hinreichend entspreche. Einige ganz selbstständige Formen aus diesem Geschlechte besitzen constante, leicht und sicher zu unterscheidende Merkmale, und geben bei gegenseitiger Kreuzung in ihren Hybriden vollkommen fruchtbare Nachkommen. Auch kann eine Störung durch fremden[1]) Pollen nicht leicht eintreten, da die Befruchtungs-Organe vom Schiffchen enge umschlossen sind und die Antheren schon in der Knospe platzen, wodurch die Narbe noch vor dem Aufblühen mit Pollen überdeckt wird. Dieser Umstand ist von besonderer Wichtigkeit. Als weitere Vorzüge verdienen noch Erwähnung die leichte Cultur dieser Pflanze im freien Lande und in Töpfen, sowie die verhältnissmässig kurze Vegetationsdauer derselben. Die künstliche Befruchtung ist allerdings etwas umständlich, gelingt jedoch fast immer. Zu diesem Zwecke wird die noch nicht vollkommen entwickelte Knospe geöffnet, das Schiffchen entfernt und jeder Staubfaden mittelst einer Pinçette behutsam herausgenommen; worauf dann die Narbe sogleich mit dem[2]) fremden Pollen belegt werden kann.

Aus mehreren Samenhandlungen wurden im Ganzen 34 mehr oder weniger verschiedene Erbsensorten bezogen und einer zweijährigen Probe unterworfen. Bei einer Sorte wurden unter einer grösseren Anzahl gleicher Pflanzen einige bedeutend abweichende Formen bemerkt. Diese varierten jedoch im nächsten Jahre nicht und stimmten mit einer anderen, aus derselben Samenhandlung bezogenen Art vollständig überein; ohne Zweifel waren die Samen blos zufällig beigemengt. Alle anderen Sorten gaben durchaus gleiche und constante Nachkommen, in den beiden Probejahren wenigstens war eine wesentliche Abänderung nicht zu bemerken. Für die Befruchtung wurden 22 davon ausgewählt und jährlich, während der ganzen Versuchsdauer angebaut. Sie bewährten sich ohne alle Ausnahme.

[5] Die systematische Einreihung derselben ist schwierig und unsicher. Wollte man die schärfste Bestimmung des Artbegriffes in Anwendung bringen, nach welcher zu einer Art nur jene Individuen gehören, die unter völlig gleichen Verhältnissen auch völlig gleiche Merkmale zeigen, so könnten nicht zwei davon zu einer Art gezählt werden. Nach der Meinung der Fachgelehrten indessen gehört die Mehrzahl der Species Pisum sativum an, während die übrigen bald als Unterarten von P. sativum, bald als selbstständige Arten angesehen und geschrieben wurden, wie P. quadratum, P. saccharatum, P. umbellatum. Uebrigens bleibt

[1]) Im Erstdruck: fremde. — [2]) Im Erstdruck: den.

die Rangordnung, welche man denselben im Systeme giebt, für die in Rede stehenden Versuche völlig gleichgültig. So wenig man eine scharfe Unterscheidungslinie zwischen Species und Varietäten zu ziehen vermag, eben so wenig ist es bis jetzt gelungen, einen gründlichen Unterschied zwischen den Hybriden der Species und Varietäten aufzustellen.

Eintheilung und Ordnung der Versuche.

Werden zwei Pflanzen, welche in einem oder mehreren Merkmalen constant verschieden sind, durch Befruchtung verbunden, so gehen, wie zahlreiche Versuche beweisen, die gemeinsamen Merkmale unverändert auf die Hybriden und ihre Nachkommen über; je zwei differirende hingegen vereinigen sich an der Hybride zu einem neuen Merkmale, welches gewöhnlich an den Nachkommen derselben Veränderungen unterworfen ist. Diese Veränderungen für je zwei differirende Merkmale zu beobachten und das Gesetz zu ermitteln, nach welchem dieselben in den aufeinander folgenden Generationen eintreten, war die Aufgabe des Versuches. Derselbe zerfällt daher in eben so viele einzelne Experimente, als constant differirende Merkmale an den Versuchspflanzen vorkommen.

Die verschiedenen, zur Befruchtung ausgewählten Erbsenformen zeigten Unterschiede in der Länge und Färbung des Stengels, [6] in der Grösse und Gestalt der Blätter, in der Stellung, Farbe und Grösse der Blüthen, in der Länge der Blüthenstiele, in der Farbe, Gestalt und Grösse der Hülsen, in der Gestalt und Grösse der Samen, in der Färbung der Samenschale und des Albumens. Ein Theil der angeführten Merkmale lässt jedoch eine sichere und scharfe Trennung nicht zu, indem der Unterschied auf einem oft schwierig zu bestimmenden „mehr oder weniger" beruht. Solche Merkmale waren für die Einzel-Versuche nicht verwendbar, diese konnten sich nur auf Charactere beschränken, die an den Pflanzen deutlich und entschieden hervortreten. Der Erfolg musste endlich zeigen, ob sie in hybrider Vereinigung sämtlich ein übereinstimmendes Verhalten beobachten, und ob daraus auch ein Urtheil über jene Merkmale möglich wird, welche eine untergeordnete typische Bedeutung haben.

Die Merkmale, welche in die Versuche aufgenommen wurden, beziehen sich:

1. Auf den Unterschied in der Gestalt der reifen Samen. Diese sind entweder kugelrund oder rundlich, die Einsenkungen, wenn welche an der Oberfläche vorkommen, immer nur seicht, oder sie sind unregelmässig kantig, tief runzlig (P. quadratum).

2. Auf den Unterschied in der Färbung des Samen-Albumens (Endosperm's). Das Albumen der reifen Samen ist entweder blassgelb, hellgelb und orange gefärbt, oder es besitzt eine mehr oder weniger intensiv grüne Farbe. Dieser Farbenunterschied ist an den Samen deutlich zu erkennen, da ihre Schalen durchscheinend sind.

3. Auf den Unterschied in der Färbung der Samenschale. Diese ist entweder weiss gefärbt, womit auch constant die weisse Blüthenfarbe verbunden ist, oder sie ist grau, graubraun, lederbraun mit oder ohne violetter Punctirung, dann erscheint die Farbe der Fahne violett, die der Flügel purpurn, und der Stengel an den Blattachseln [7] röthlich gezeichnet. Die grauen Samenschalen werden in kochendem Wasser schwarzbraun.

4. Auf den Unterschied in der Form der reifen Hülse. Diese ist entweder einfach gewölbt, nie stellenweise verengt, oder sie ist zwischen den Samen tief eingeschnürt und mehr oder weniger runzlig (P. saccharatum).

5. Auf den Unterschied in der Farbe der unreifen Hülse. Sie ist entweder licht- bis dunkelgrün oder lebhaft gelb gefärbt, an welcher Färbung auch Stengel, Blattrippen und Kelch theilnehmen*).

6. Auf den Unterschied in der Stellung der Blüthen. Sie sind entweder axenständig, d. i. längs der Axe vertheilt, oder sie sind endständig, am Ende der Axe gehäuft und fast in eine kurze Trugdolde gestellt; dabei ist der obere Theil des Stengels im Querschnitte mehr oder weniger erweitert (P. umbellatum).

7. Auf den Unterschied in der Axenlänge. Die Länge der Axe ist bei einzelnen Formen sehr verschieden, jedoch für jede insofern ein constantes Merkmal, als dieselbe bei gesunden Pflanzen, die in gleichem Boden gezogen werden, nur unbedeutenden Aenderungen unterliegt. Bei den Versuchen über dieses Merkmal wurde der sicheren

*) Eine Art besitzt eine schöne braunrothe Hülsenfarbe, welche gegen die Zeit der Reife hin in Violett und Blau übergeht. Der Versuch über dieses Merkmal wurde erst im verflossenen Jahre begonnen.

Unterscheidung wegen stets die lange Axe von 6—7′ mit der kurzen von $^3/_4$ bis $1^1/_2$′ verbunden.

In zwei von den angeführten differirenden Merkmalen wurden durch Befruchtung vereinigt. Für den

1.	Versuch	wurden	60	Befruchtungen	an 15	Pflanzen	vorgenommen.
2.	„	„	58	„	10	„	„
3.	„	„	35	„	10	„	„
4.	„	„	40	„	10	„	„
5.	„	„	23	„	5	„	„
6.	„	„	34	„	10	„	„
7.	„	„	37	„	10	„	„

[8] Von einer grösseren Anzahl Pflanzen derselben Art wurden zur Befruchtung nur die kräftigsten ausgewählt. Schwache Exemplare geben immer unsichere Resultate, weil schon in der ersten Generation der Hybriden und noch mehr in der folgenden manche Abkömmlinge entweder gar nicht zur Blüthe gelangen, oder doch wenige und schlechte Samen bilden.

Ferner wurde bei sämmtlichen Versuchen die wechselseitige Kreuzung durchgeführt, in der Weise nämlich, dass jene der beiden Arten, welche bei einer Anzahl Befruchtungen als Samenpflanze diente, bei der anderen als Pollenpflanze verwendet wurde.

Die Pflanzen wurden auf Gartenbeeten, ein kleiner Theil in Töpfen gezogen, und mittelst Stäben, Baumzweigen und gespannten Schnüren in der natürlichen aufrechten Stellung erhalten. Für jeden Versuch wurde eine Anzahl Topfpflanzen während der Blüthezeit in ein Gewächshaus gestellt, sie sollten für den Hauptversuch im Garten als Controlle dienen bezüglich möglicher Störungen durch Insekten. Unter jenen welche die Erbsenpflanze besuchen, könnte die Käferspecies Bruchus pisi dem Versuche gefährlich werden, falls sie in grösserer Menge erscheint. Das Weibchen dieser Art legt bekanntlich seine Eier in die Blüthe und öffnet dabei das Schiffchen; an den Tarsen eines Exemplares, welches in einer Blüthe gefangen wurde, konnten unter der Loupe deutlich einige Pollenzellen bemerkt werden. Es muss hier noch eines Umstandes Erwähnung geschehen, der möglicher Weise die Einmengung fremden Pollens veranlassen könnte. Es kommt nämlich in einzelnen seltenen Fällen vor, dass gewisse Theile der übrigens ganz normal entwickelten Blüthe verkümmern, wodurch eine theilweise Entblössung der

Befruchtungs-Organe herbeigeführt wird. So wurde eine mangelhafte Entwicklung des Schiffchens beobachtet, wobei Griffel und Antheren zum Theile unbedeckt blieben. Auch geschieht es bisweilen, dass der Pollen nicht zur vollen Ausbildung gelangt. In diesem Falle findet während des Blühens eine allmälige Verlängerung des Griffels statt, bis die Narbe an der Spitze des Schiffchens hervortritt. Diese [9] merkwürdige Erscheinung wurde auch an Hybriden von Phaseolus und Lathyrus beobachtet.

Die Gefahr einer Fälschung durch fremden Pollen ist jedoch bei Pisum eine sehr geringe und vermag keineswegs das Resultat im grossen Ganzen zu stören. Unter mehr als 10,000 Pflanzen, welche genauer untersucht wurden, kam der Fall nur einige wenige Male vor, dass eine Einmengung nicht zu bezweifeln war. Da im Gewächshause niemals eine solche Störung beobachtet wurde, liegt wohl die Vermuthung nahe, dass Bruchus pisi und vielleicht auch die angeführten Abnormitäten im Blüthenbau die Schuld daran tragen.

Die Gestalt der Hybriden.

Schon die Versuche, welche in früheren Jahren an Zierpflanzen vorgenommen wurden, lieferten den Beweis, dass die Hybriden in der Regel nicht die genaue Mittelform zwischen den Stammarten darstellen. Bei einzelnen mehr in die Augen springenden Merkmalen, wie bei solchen, die sich auf die Gestalt und Grösse der Blätter, auf die Behaarung der einzelnen Theile u. s. w. beziehen, wird in der That die Mittelbildung fast immer ersichtlich; in anderen Fällen hingegen besitzt das eine der beiden Stamm-Merkmale ein so grosses Uebergewicht, dass es schwierig oder ganz unmöglich ist, das andere an der Hybride aufzufinden.

Eben so verhält es sich mit den Hybriden bei Pisum. Jedes von den 7 Hybriden-Merkmalen gleicht dem einen der beiden Stamm-Merkmale entweder so vollkommen, dass das andere der Beobachtung entschwindet, oder ist demselben so ähnlich, dass eine sichere Unterscheidung nicht stattfinden kann. Dieser Umstand ist von grosser Wichtigkeit für die Bestimmung und Einreihung der Formen, unter welchen die Nachkommen der Hybriden erscheinen. In der weiteren Besprechung

werden jene Merkmale, welche ganz oder fast unverändert in die hybride Verbindung übergehen, somit selbst die hybriden Merkmale repräsentiren, als dominirende, und jene, welche [10] in der Verbindung latent werden, als recessive bezeichnet. Der Ausdruck „recessiv" wurde desshalb gewählt, weil die damit benannten Merkmale an den Hybriden zurücktreten oder ganz verschwinden, jedoch unter den Nachkommen derselben, wie später gezeigt wird, wieder unverändert zum Vorscheine kommen.

Es wurde ferner durch sämmtliche Versuche erwiesen, dass es völlig gleichgiltig ist, ob das dominirende Merkmal der Samen- oder Pollenpflanze angehört; die Hybridform bleibt in beiden Fällen genau dieselbe. Diese interessante Erscheinung wird auch von Gärtner hervorgehoben, mit dem Bemerken, dass selbst der geübteste Kenner nicht im Stande ist, an einer Hybride zu unterscheiden, welche von den beiden verbundenen Arten die Samen- oder Pollenpflanze war.

Von den differirenden Merkmalen, welche in die Versuche eingeführt wurden, sind nachfolgende dominirend:

1. Die runde oder rundliche Samenform mit oder ohne seichte Einsenkungen.

2. Die gelbe Färbung des Samen-Albumens.

3. Die graue, graubraune oder lederbraune Farbe der Samenschale, in Verbindung mit violett-rother Blüthe und röthlicher Mackel in den Blattachseln.

4. Die einfach gewölbte Form der Hülse.

5. Die grüne Färbung der unreifen Hülse, in Verbindung mit der gleichen Farbe des Stengels, der Blattrippen und des Kelches.

6. Die Vertheilung der Blüthen längs des Stengels.

7. Das Längenmass der grösseren Axe.

Was das letzte Merkmal anbelangt, muss bemerkt werden, dass die längere der beiden Stamm-Axen von der Hybride gewöhnlich [11] noch übertroffen wird, was vielleicht nur der grossen Ueppigkeit zuzuschreiben ist, welche in allen Pflanzentheilen auftritt, wenn Axen von sehr verschiedener Länge verbunden sind. So z. B. gaben bei wiederholtem Versuche Axen von 1' und 6' Länge in hybrider Vereinigung ohne Ausnahme Axen, deren Länge zwischen 6 und $7^1/_2$' schwankte. Die Hybriden der Samenschale sind öfter mehr punctirt, auch fliessen die Puncte bisweilen in kleinere bläulich-violette Flecke zusammen. Die

Punctierung erscheint häufig auch dann, wenn sie selbst dem Stamm-Merkmale fehlt.

Die Hybridformen der Samen-Gestalt und des Albumens entwickeln sich unmittelbar nach der künstlichen Befruchtung durch die blosse Einwirkung des fremden Pollens. Sie können daher schon im ersten Versuchsjahre beobachtet werden, während alle übrigen selbstverständlich erst im folgenden Jahre an jenen Pflanzen hervortreten, welche aus den befruchteten Samen gezogen werden.

Die erste Generation der Hybriden.

In dieser Generation treten nebst den dominirenden Merkmalen auch die recessiven in ihrer vollen Eigenthümlichkeit wieder auf, und zwar in dem entschieden ausgesprochenen Durchschnitts-Verhältnisse 3 : 1, so dass unter je 4 Pflanzen aus dieser Generation 3 den dominirenden und eine den recessiven Character erhalten. Es gilt das ohne Ausnahme für alle Merkmale, welche in die Versuche aufgenommen waren. Die kantig runzlige Gestalt der Samen, die grüne Färbung des Albumens, die weisse Farbe der Samenschale und der Blüthe, die Einschnürungen an den Hülsen, die [12] gelbe Farbe der unreifen Hülse, des Stengels, Kelches und der Blattrippen, der trugdoldenförmige Blüthenstand und die zwergartige Axe kommen in dem angeführten numerischen Verhältnisse wieder zum Vorscheine ohne irgend einer wesentlichen Abänderung. Uebergangsformen wurden bei keinem Versuche beobachtet.

Da die Hybriden, welche aus wechselseitiger Kreuzung hervorgingen, eine völlig gleiche[1]) Gestalt besassen und auch in ihrer Weiterentwicklung keine bemerkenswerthe Abweichung ersichtlich wurde, konnten die beiderseitigen Resultate für jeden Versuch unter eine Rechnung gebracht werden. Die Verhältnisszahlen, welche für je zwei differirende Merkmale gewonnen wurden, sind folgende:

1. Versuch. Gestalt der Samen. Von 253 Hybriden wurden im zweiten Versuchsjahre 7324 Samen erhalten. Darunter waren rund oder rundlich 5474, und kantig runzlig 1850 Samen. Daraus ergibt sich das Verhältniss 2,96 : 1.

2. Versuch. Färbung des Albumens. 258 Pflanzen gaben 8023 Samen, 6022 gelbe und 2001 grüne; daher stehen jene zu diesen im Verhältnisse 3,01 : 1.

---

[1]) Im Erstdruck heißt es sinnstörend: völlige.

Bei diesen beiden Versuchen erhält man gewöhnlich aus jeder Hülse beiderlei Samen. Bei gut ausgebildeten Hülsen, welche durchschnittlich 6 bis 9 Samen enthielten, kam es öfters vor, dass sämmtliche Samen rund (Versuch 1) oder sämmtliche gelb (Versuch 2) waren; hingegen wurden mehr als 5 kantige oder 5 grüne in einer Hülse niemals beobachtet. Es scheint keinen Unterschied zu machen, ob die Hülse sich früher oder später an der Hybride entwickelt, ob sie der Hauptaxe oder einer Nebenaxe angehört. An einigen wenigen Pflanzen kamen in den zuerst gebildeten Hülsen nur einzelne Samen zur Entwicklung, und diese besassen dann ausschliesslich das eine der beiden Merkmale; in den später gebildeten Hülsen blieb jedoch das Verhältniss normal. So wie in einzelnen Hülsen, ebenso varirt die Vertheilung der Merkmale auch bei einzelnen Pflanzen. Zur Veranschaulichung mögen die ersten 10 Glieder aus beiden Versuchsreihen dienen: [13]

	1. Versuch.		2. Versuch.	
	Gestalt der Samen.		Färbung des Albumens.	
Pflanze	rund	kantig	gelb	grün
1	45	12	25	11
2	27	8	32	7
3	24	7	14	5
4	19	10	70	27
5	32	11	24	13
6	26	6	20	6
7	88	24	32	13
8	22	10	44	9
9	28	6	50	14
10	25	7	44	18

Als Extreme in der Vertheilung der beiden Samen-Merkmale an einer Pflanze wurden beobachtet bei dem 1. Versuche 43 runde und nur 2 kantige, ferner 14 runde und 15 kantige Samen. Bei dem 2. Versuche 32 gelbe und nur 1 grüner Same, aber auch 20 gelbe und 19 grüne.

Diese beiden Versuche sind wichtig für die Feststellung der mittleren Verhältnisszahlen, weil sie bei einer geringeren Anzahl von Versuchspflanzen sehr bedeutende Durchschnitte möglich machen. Bei der Abzählung der Samen wird jedoch, namentlich beim 2. Versuche, einige

Aufmerksamkeit erfordert, da bei einzelnen Samen mancher Pflanzen die grüne Färbung des Albumens weniger entwickelt wird und anfänglich leicht übersehen werden kann. Die Ursache des theilweisen Verschwindens der grünen Färbung steht mit dem hybriden Charakter der Pflanzen in keinem Zusammenhange, indem dasselbe an der Stammpflanze ebenfalls vorkommt; auch beschränkt sich diese Eigenthümlichkeit nur auf das Individuum und vererbt sich nicht auf die Nachkommen. An luxurirenden Pflanzen wurde diese Erscheinung öfter beobachtet. Samen, welche während ihrer Entwicklung von Insecten beschädigt wurden, variiren oft in Farbe und Gestalt, jedoch sind bei einiger Uebung im Sortiren Fehler leicht zu vermeiden. Es ist fast überflüssig zu erwähnen, dass die Hülsen so lange an der Pflanze bleiben müssen, bis sie vollkommen ausgereift und trocken geworden sind, weil erst dann die Gestalt und Färbung der Samen vollständig entwickelt ist.

[14] 3. Versuch. Farbe der Samenschale. Unter 929 Pflanzen brachten 705 violett-rothe Blüthen und graubraune Samenschalen; 224 hatten weisse Blüthen und weisse Samenschalen. Daraus ergibt sich das Verhältniss 3,15 : 1.

4. Versuch. Gestalt der Hülsen. Von 1181 Pflanzen hatten 882 einfach gewölbte, 299 eingeschnürte Hülsen. Daher das Verhältniss 2,95 : 1.

5. Versuch. Färbung der unreifen Hülse. Die Zahl der Versuchspflanzen betrug 580, wovon 428 grüne und 152 gelbe Hülsen besassen. Daher stehen jene zu diesen in dem Verhältnisse 2,82 : 1.

6. Versuch. Stellung der Blüthen. Unter 858 Fällen waren die Blüthen 651mal axenständig und 207mal endständig. Daraus das Verhältniss 3,14 : 1.

7. Versuch. Länge der Axe. Von 1064 Pflanzen hatten 787 die lange, 277 die kurze Axe. Daher das gegenseitige Verhältniss 2,84 : 1. Bei diesem Versuche wurden die zwergartigen Pflanzen behutsam ausgehoben und auf eigene Beete versetzt. Diese Vorsicht war nothwendig, weil sie sonst mitten unter ihren hochrankenden Geschwistern hätten verkümmern müssen. Sie sind schon in der ersten Jugendzeit an dem gedrungenen Wuchse und den dunkelgrünen dicken Blättern leicht zu unterscheiden.

Werden die Resultate sämmtlicher Versuche zusammengefasst, so

ergibt sich zwischen der Anzahl der Formen mit dem dominirenden und recessiven Merkmale das Durchschnitts-Verhältniss 2,98 : 1 oder 3 : 1.

Das dominirende Merkmal kann hier eine doppelte Bedeutung haben, nämlich die des Stamm-Characters oder des hybriden Merkmales. In welcher von beiden Bedeutungen dasselbe in jedem einzelnen Falle vorkommt, darüber kann nur die nächste Generation entscheiden. Als Stamm-Merkmal muss dasselbe unverändert auf sämmtliche Nachkommen übergehen, als hybrides Merkmal hingegen ein gleiches Verhalten wie in der ersten Generation beobachten.[15]

Die zweite Generation der Hybriden.

Jene Formen, welche in der ersten Generation den recessiven Character erhalten, variren in der zweiten Generation in Bezug auf diesen Character nicht mehr, sie bleiben in ihren Nachkommen constant.

Anders verhält es sich mit jenen, welche in der ersten Generation das dominirende Merkmal besitzen. Von diesen geben zwei Theile Nachkommen, welche in dem Verhältnisse 3 : 1 das dominirende und recessive Merkmal an sich tragen, somit genau dasselbe Verhalten zeigen, wie die Hybridformen; nur ein Theil bleibt mit dem dominirenden Merkmale constant.

Die einzelnen Versuche lieferten nachfolgende Resultate:

1. Versuch. Unter 565 Pflanzen, welche aus runden Samen der ersten Generation gezogen wurden, brachten 193 wieder nur runde Samen und blieben demnach in diesem Merkmale constant; 372 aber gaben runde und kantige Samen zugleich, in dem Verhältnisse 3 : 1. Die Anzahl der Hybriden verhielt sich daher zu der Zahl der Constanten wie 1,93 : 1.

2. Versuch. Von 519 Pflanzen, welche aus Samen gezogen wurden, deren Albumen in der ersten Generation die gelbe Färbung hatte, gaben 166 ausschliesslich gelbe, 353 aber gelbe und grüne Samen in dem Verhältnisse 3 : 1. Es erfolgte daher eine Theilung in hybride und constante Formen nach dem Verhältnisse 2,13 : 1.

Für jeden einzelnen von den nachfolgenden Versuchen wurden 100 Pflanzen ausgewählt, welche in der ersten Generation das dominirende Merkmal besassen, und um die Bedeutung desselben zu prüfen von jeder 10 Samen angebaut.

3. Versuch. Die Nachkommen von 36 Pflanzen brachten ausschliesslich graubraune Samenschalen; von 64 Pflanzen wurden theils graubraune, theils weisse erhalten.

4. Versuch. Die Nachkommen von 29 Pflanzen hatten nur einfach gewölbte Hülsen, von 71 hingegen theils gewölbte, theils eingeschnürte.

5. Versuch. Die Nachkommen von 40 Pflanzen hatten blos grüne Hülsen, die von 60 Pflanzen theils grüne, theils gelbe.

[16] 6. Versuch. Die Nachkommen von 33 Pflanzen hatten blos axenständige Blüthen, bei 67 hingegen waren sie theils axenständig, theils endständig.

7. Versuch. Die Nachkommen von 28 Pflanzen erhielten die lange Axe, die von 72 Pflanzen theils die lange, theils die kurze.

Bei jedem dieser Versuche wird eine bestimmte Anzahl Pflanzen mit dem dominirenden Merkmale constant. Für die Beurtheilung des Verhältnisses, in welchem die Ausscheidung der Formen mit dem constant bleibenden Merkmale erfolgt, sind die beiden ersten Versuche von besonderem Gewichte, weil bei diesen eine grössere Anzahl Pflanzen verglichen werden konnte. Die Verhältnisse 1,93 : 1 und 2,13 : 1 geben zusammen fast genau das Durchschnitts-Verhältniss 2 : 1. Der 6. Versuch hat ein ganz übereinstimmendes Resultat, bei den anderen schwankt das Verhältniss mehr oder weniger, wie es bei der geringen Anzahl von 100 Versuchspflanzen nicht anders zu erwarten war. Der 5. Versuch, welcher die grösste Abweichung zeigte, wurde wiederholt, und dann, statt des Verhältnisses 60 : 40, das Verhältniss 65 : 35 erhalten. Das Durchschnitts-Verhältniss 2 : 1 erscheint demnach als gesichert. Es ist damit erwiesen, dass von jenen Formen, welche in der ersten Generation das dominirende Merkmal besitzen, zwei Theile den hybriden Character an sich tragen, ein Theil aber mit dem dominirenden Merkmale constant bleibt.

Das Verhältniss 3 : 1, nach welchem die Vertheilung des dominirenden und recessiven Characters in der ersten Generation erfolgt, löst sich demnach für alle Versuche in die Verhältnisse 2 : 1 : 1 auf, wenn

man zugleich das dominirende Merkmal in seiner Bedeutung als hybrides Merkmal und als Stamm-Character unterscheidet. Da die Glieder der ersten Generation unmittelbar aus den Samen der Hybriden hervorgehen, wird es nun ersichtlich, dass die Hybriden je zweier differirender Merkmale Samen bilden, von denen die eine Hälfte wieder die Hybridform entwickelt, während die andere Pflanzen gibt, welche constant bleiben, und zu gleichen Theilen den dominirenden und recessiven Character erhalten.

[17] Die weiteren Generationen der Hybriden.

Die Verhältnisse, nach welchen sich die Abkömmlinge der Hybriden in der ersten und zweiten Generation entwickeln und theilen, gelten wahrscheinlich für alle weiteren Geschlechter. Der 1. und 2. Versuch sind nun schon durch 6 Generationen, der 3. und 7. durch 5, der 4., 5., 6. durch 4 Generationen durchgeführt, obwohl von der 3. Generation angefangen mit einer kleinen Anzahl Pflanzen, ohne dass irgend welche Abweichung bemerkbar wäre. Die Nachkommen der Hybriden theilten sich in jeder Generation nach den Verhältnissen 2 : 1 : 1 in Hybride und constante Formen.

Bezeichnet A das eine der beiden constanten Merkmale, z. B. das dominirende, a das recessive, und Aa die Hybridform, in welcher beide vereinigt sind, so giebt der Ausdruck:

$$A + 2\,Aa + a$$

die Entwicklungsreihe für die Nachkommen der Hybriden je zweier differirender Merkmale.

Die von Gärtner, Kölreuter und anderen gemachte Wahrnehmung, dass Hybriden die Neigung besitzen zu den Stammarten zurückzukehren, ist auch durch die besprochenen Versuche bestätigt. Es lässt sich zeigen, dass die Zahl der Hybriden, welche aus einer Befruchtung stammen, gegen die Anzahl der constant gewordenen Formen und ihrer Nachkommen von Generation zu Generation um ein Bedeutendes zurückbleibt, ohne dass sie jedoch ganz verschwinden könnten. Nimmt man durchschnittlich für alle Pflanzen in allen Generationen eine gleich grosse Fruchtbarkeit an, erwägt man ferner, dass jede Hybride Samen

bildet, aus denen zur Hälfte wieder Hybriden hervorgehen, während die andere Hälfte mit beiden Merkmalen zu gleichen Theilen constant wird, so ergeben sich die Zahlenverhältnisse für die Nachkommen in jeder Generation aus folgender Zusammenstellung, wobei A und a wieder die beiden Stamm-Merkmale und Aa die Hybridform bezeichnet. Der Kürze wegen möge die Annahme gelten, dass jede Pflanze in jeder Generation nur 4 Samen bildet.

Generation	A	Aa	a	in Verhältniss gestellt: A	:	Aa	:	a
1	1	2	1	1	:	2	:	1
2	6	4	6	3	:	2	:	3
3	28	8	28	7	:	2	:	7
4	120	16	120	15	:	2	:	15
5	496	32	496	31	:	2	:	31
n				$2^n - 1$	:	2	:	$2^n - 1$

[18] In der 10. Generation z. B. ist $2^n - 1 = 1023$. Es gibt somit unter je 2048 Pflanzen, welche aus dieser Generation hervorgehen, 1023 mit dem constanten dominirenden, 1023 mit dem recessiven Merkmale und nur 2 Hybriden.

Die Nachkommen der Hybriden, in welchen mehrere differirende Merkmale verbunden sind.

Für die eben besprochenen Versuche wurden Pflanzen verwendet, welche nur in einem wesentlichen Merkmale verschieden waren. Die nächste Aufgabe bestand darin, zu untersuchen, ob das gefundene Entwicklungs-Gesetz auch dann für je zwei differirende Merkmale gelte, wenn mehrere verschiedene Charactere durch Befruchtung in der Hybride vereinigt sind.

Was die Gestalt der Hybriden in diesem Falle anbelangt, zeigten die Versuche übereinstimmend, dass dieselbe stets jener der beiden Stammpflanzen näher steht, welche die grössere Anzahl von dominirenden Merkmalen besitzt. Hat z. B. die Samenpflanze eine kurze Axe, endständige weisse Blüthen und einfach gewölbte Hülsen; die Pollenpflanze hingegen eine lange Axe, axenständige violett-rothe Blüthen und eingeschnürte Hülsen: so erinnert die Hybride nur durch die Hülsenform an die Samenpflanze, in den übrigen Merkmalen stimmt sie mit

der Pollenpflanze überein. Besitzt eine der beiden Stammarten nur dominirende Merkmale, dann ist die Hybride von derselben kaum oder gar nicht zu unterscheiden.

Mit einer grösseren Anzahl Pflanzen wurden zwei Versuche durchgeführt. Bei dem ersten Versuche waren die Stammpflanzen in der Gestalt der Samen und in der Färbung des Albumens verschieden; bei dem zweiten in der Gestalt der Samen, in der Färbung des Albumens und in der Farbe der Samenschale. Versuche mit Samen-Merkmalen führen am einfachsten und sichersten zum Ziele.

[19] Um eine leichtere Uebersicht zu gewinnen, werden bei diesen Versuchen die differirenden Merkmale der Samenpflanzen mit *A*, *B*, *C*, jene der Pollenpflanze mit *a*, *b*, *c*, und die Hybridformen dieser Merkmale mit *Aa*, *Bb*, *Cc* bezeichnet.

Erster Versuch:	*AB* Samenpflanze,	*ab* Pollenpflanze,
	A Gestalt rund,	*a* Gestalt kantig,
	B Albumen gelb,	*b* Albumen grün.

Die befruchteten Samen erschienen rund und gelb, jenen der Samenpflanze ähnlich. Die daraus gezogenen Pflanzen gaben Samen von viererlei Art, welche oft gemeinschaftlich in einer Hülse lagen. Im Ganzen wurden von 15 Pflanzen 556 Samen erhalten, von diesen waren:

315 rund und gelb,
101 kantig und gelb,
108 rund und grün,
32 kantig und grün.

Alle wurden im nächsten Jahre angebaut. Von den runden gelben Samen gingen 11 nicht auf und 3 Pflanzen kamen nicht zur Fruchtbildung. Unter den übrigen Pflanzen hatten:

38 runde gelbe Samen . . . . *AB*
65 runde gelbe und grüne S. . . . . *ABb*
60 runde gelbe und kantige gelbe S. . . . . *AaB*
138 runde gelbe und grüne, kantige gelbe und grüne S. . . *AaBb*

Von den kantigen gelben Samen kamen 96 Pflanzen zur Fruchtbildung, wovon 28 nur kantige gelbe Samen hatten . . . . *aB*
68 kantige, gelbe und grüne S. . . . . *aBb*

Von 108 runden grünen Samen brachten 102 Pflanzen Früchte, davon hatten: 35 nur runde grüne Samen . . . . *Ab*
67 runde und kantige grüne S. . . . . *Aab*

Die kantigen grünen Samen gaben 30 Pflanzen mit durchaus gleichen Samen; sie blieben constant . . . . *ab*

Die Nachkommen der Hybriden erscheinen demnach unter 9 verschiedenen Formen und zum Theile in sehr ungleicher Anzahl. Man [20] erhält, wenn dieselben zusammengestellt und geordnet werden:

38	Pflanzen	mit der	Bezeichnung	*AB*.
35	"	"	"	*Ab*.
28	"	"	"	*aB*.
30	"	"	"	*ab*.
65	"	"	"	*ABb*.
68	"	"	"	*aBb*.
60	"	"	"	*AaB*.
67	"	"	"	*Aab*.
138	"	"	"	*AaBb*.

Sämmtliche Formen lassen sich in 3 wesentlich verschiedene Abtheilungen bringen. Die erste umfasst jene mit der Bezeichnung *AB*, *Ab*, *aB*, *ab*; sie besitzen nur constante Merkmale und ändern sich in den nächsten Generationen nicht mehr. Jede dieser Formen ist durchschnittlich 33mal vertreten. Die zweite Gruppe enthält die Formen *ABb*, *aBb*, *AaB*, *Aab*; diese sind in einem Merkmale constant, in dem anderen hybrid, und variiren in der nächsten Generation nur hinsichtlich des hybriden Merkmales. Jede davon erscheint im Durchschnitte 65mal. Die Form *AaBb* kommt 138mal vor, ist in beiden Merkmalen hybrid, und verhält sich genau so, wie die Hybride, von der sie abstammt.

Vergleicht man die Anzahl, in welcher die Formen dieser Abtheilungen vorkommen, so sind die Durchschnitts-Verhältnisse 1 : 2 : 4 nicht zu verkennen. Die Zahlen 33, 65, 138 geben ganz günstige Annäherungswerthe an die Verhältnisszahlen 33, 66, 132.

Die Entwicklungsreihe besteht demnach aus 9 Gliedern. 4 davon kommen in derselben je einmal vor und sind in beiden Merkmalen constant; die Formen *AB*, *ab* gleichen den Stammarten, die beiden anderen stellen die ausserdem noch möglichen constanten Combinationen zwischen den verbundenen Merkmalen *A*, *a*, *B*, *b* vor. Vier Glieder kommen je zweimal vor nnd sind in einem Merkmale constant, in dem anderen hybrid. Ein Glied tritt viermal auf und ist in beiden Merkmalen hybrid. Daher entwickeln sich die Nachkommen der Hybriden, wenn in denselben zweierlei differirende Merkmale verbunden sind, nach dem Ausdrucke:

[21] $AB + Ab + aB + ab + 2\,ABb + 2\,aBb + 2\,AaB + 2\,Aab + 4\,AaBb.$

Diese Entwicklungsreihe ist unbestritten eine Combinationsreihe, in welcher die beiden Entwicklungsreihen für die Merkmale A und a, B und b gliedweise verbunden sind. Man erhält die Glieder der Reihe vollzählig durch die Combinirung der Ausdrücke:

$$A + 2\,Aa + a$$
$$B + 2\,Bb + b$$

Zweiter Versuch: *ABC* Samenpflanze — *abc* Pollenpflanze.

A Gestalt rund	*a* Gestalt kantig.
B Albumen gelb	*b* Albumen grün.
C Schale graubraun	*c* Schale weiss.

Dieser Versuch wurde in ganz ähnlicher Weise wie der vorangehende durchgeführt. Er nahm unter allen Versuchen die meiste Zeit und Mühe in Anspruch. Von 24 Hybriden wurden im Ganzen 687 Samen erhalten, welche sämmtlich punctirt, graubraun oder graugrün gefärbt, rund oder kantig waren. Davon kamen im folgenden Jahre 639 Pflanzen zur Fruchtbildung, und wie die weiteren Untersuchungen zeigten, befanden sich darunter:

8	Pflanzen	*ABC*	22	Pflanzen	*ABCc*	45	Pflanzen	*ABbCc*
14	„	*ABc*	17	„	*AbCc*	36	„	*aBbCc*
9	„	*AbC*	25	„	*aBCc*	38	„	*AaBCc*
11	„	*Abc*	20	„	*abCc*	40	„	*AabCc*
8	„	*aBC*	15	„	*ABbC*	49	„	*AaBbC*
10	„	*aBc*	18	„	*ABbc*	48	„	*AaBbc*
10	„	*abC*	19	„	*aBbC*			
7	„	*abc*	24	„	*aBbc*			
			14	„	*AaBC*	78	„	*AaBbCc*
			18	„	*AaBc*			
			20	„	*AabC*			
			16	„	*Aabc*			

Die Entwicklungsreihe umfasst 27 Glieder. Davon sind 8 in allen Merkmalen constant, und jede kommt durchschnittlich 10mal vor; 12 sind in zwei Merkmalen constant, in dem dritten hybrid, jede erscheint im [22] Durchschnitte 19mal; 6 sind in einem Merkmale constant, in den beiden anderen hybrid, jede davon tritt durchschnittlich 43mal auf;

eine Form kommt 78mal vor und ist in sämmtlichen Merkmalen hybrid. Die Verhältnisse 10 : 19 : 43 : 78 kommen den Verhältnissen 10 : 20 : 40 : 80 oder 1 : 2 : 4 : 8 so nahe, dass letztere ohne Zweifel die richtigen Werthe darstellen.

Die Entwicklung der Hybriden, wenn ihre Stammarten in 3 Merkmalen verschieden sind, erfolgt daher nach dem Ausdrucke:

$$ABC + ABc + AbC + Abc + aBC + aBc + abC + abc + 2ABCc + 2AbCc + 2aBCc + 2abCc + 2ABbC + 2ABbc + 2aBbC + 2aBbc + 2AaBC + 2AaBc + 2AabC + 2Aabc + 4ABbCc + 4aBbCc + 4AaBCc + 4AabCc + 4AaBbC + 4AaBbc + 8AaBbCc.$$

Auch hier liegt eine Combinationsreihe vor, in welcher die Entwicklungsreihe für die Merkmale A und a, B und b, C und c mit einander verbunden sind. Die Ausdrücke:

$$A + 2Aa + a$$
$$B + 2Bb + b$$
$$C + 2Cc + c$$

geben sämmtliche Glieder der Reihe. Die constanten Verbindungen, welche in derselben vorkommen, entsprechen allen Combinationen, welche zwischen den Merkmalen A, B, C, a, b, c möglich sind; zwei davon ABC und abc gleichen den beiden Stammpflanzen.

Ausserdem wurden noch mehrere Experimente mit einer geringeren Anzahl Versuchspflanzen durchgeführt, bei welchen die übrigen Merkmale zu zwei und drei hybrid verbunden waren; alle lieferten annähernd gleiche Resultate. Es unterliegt daher keinem Zweifel, dass für sämmtliche in die Versuche aufgenommenen Merkmale der Satz Giltigkeit habe: die Nachkommen der Hybriden, in welchen mehrere wesentlich verschiedene Merkmale vereinigt sind, stellen die Glieder einer Combinationsreihe vor, in welchen die Entwicklungsreihen für je zwei differirende Merkmale verbunden sind. Damit ist zugleich erwiesen, dass das Verhalten je zweier differirender Merkmale in hybrider Verbindung unabhängig ist von den anderweitigen Unterschieden an den beiden Stammpflanzen.

Bezeichnet n die Anzahl der characteristischen Unterschiede an den [23] beiden Stammpflanzen, so gibt 3^n die Gliederzahl der Combinationsreihe, 4^n die Anzahl der Individuen, welche in die Reihe gehören, und

2^n die Zahl der Verbindungen, welche constant bleiben. So enthält z. B. die Reihe, wenn die Stammarten in 4 Merkmalen verschieden sind, $3^4 = 81$ Glieder, $4^4 = 256$ Individuen und $2^4 = 16$ constante Formen; oder was dasselbe ist, unter je 256 Nachkommen der Hybriden gibt es 81 verschiedene Verbindungen, von denen 16 constant sind.

Alle constanten Verbindungen, welche bei Pisum durch Combinirung der angeführten 7 characteristischen Merkmale möglich sind, wurden durch wiederholte Kreuzung auch wirklich erhalten. Ihre Zahl ist durch $2^7 = 128$ gegeben. Damit ist zugleich der factische Beweis geliefert, dass constante Merkmale, welche an verschiedenen Formen einer Pflanzensippe vorkommen, auf dem Wege der wiederholten künstlichen Befruchtung in alle Verbindungen treten können, welche nach den Regeln der Combination möglich sind.

Ueber die Blüthezeit der Hybriden sind die Versuche noch nicht abgeschlossen. So viel kann indessen schon angegeben werden, dass dieselbe fast genau in der Mitte zwischen jener der Samen- und Pollenpflanze steht, und die Entwicklung der Hybriden bezüglich dieses Merkmales wahrscheinlich in der nämlichen Weise erfolgt, wie es für die übrigen Merkmale der Fall ist. Die Formen, welche für Versuche dieser Art gewählt werden, müssen in der mittleren Blüthezeit wenigstens um 20 Tage verschieden sein; ferner ist nothwendig, dass die Samen beim Anbaue alle gleich tief in die Erde versenkt werden, um ein gleichzeitiges Keimen zu erzielen, dass ferner während der ganzen Blüthezeit grössere Schwankungen in der Temperatur und die dadurch bewirkte theilweise Beschleunigung oder Verzögerung des Aufblühens in Rechnung gezogen werden. Man sieht, dass dieser Versuch mancherlei Schwierigkeiten zu überwinden hat und grosse Aufmerksamkeit erfordert.

Versuchen wir die gewonnenen Resultate kurz zusammenzufassen, so finden wir, dass jene differirenden Merkmale, welche an den Versuchspflanzen eine leichte und sichere Unterscheidung zulassen, in hybrider [24] Vereinigung ein völlig übereinstimmendes Verhalten beobachten. Die Nachkommen der Hybriden je zweier differirender Merkmale sind zur Hälfte wieder Hybriden, während die andere Hälfte zu gleichen Theilen mit dem Character der Samen- und Pollenpflanze constant wird. Sind mehrere differirende Merkmale durch Befruchtung

in einer Hybride vereinigt, so bilden die Nachkommen derselben die Glieder einer Combinationsreihe, in welcher die Entwicklungsreihen für je zwei differirende Merkmale vereinigt sind.

Die vollkommene Uebereinstimmung, welche sämmtliche, dem Versuche unterzogenen Charactere zeigen, erlaubt wohl und rechtfertigt die Annahme, dass auch ein gleiches Verhalten den übrigen Merkmalen zukomme, welche weniger scharf an den Pflanzen hervortreten, und desshalb in die Einzel-Versuche nicht aufgenommen werden konnten. Ein Experiment über Blüthenstiele von verschiedener Länge gab im Ganzen ein ziemlich befriedigendes Resultat, obgleich die Unterscheidung und Einreihung der Formen nicht mit jener Sicherheit erfolgen konnte, welche für correcte Versuche unerlässlich ist.

Die Befruchtungs-Zellen der Hybriden.

Die Resultate, zu welchen die vorausgeschickten Versuche führten, veranlassten weitere Experimente, deren Erfolg geeignet erscheint, Aufschlüsse über die Beschaffenheit der Keim- und Pollenzellen der Hybriden zu geben. Einen wichtigen Anhaltspunct bietet bei Pisum der Umstand, dass unter den Nachkommen der Hybriden constante Formen auftreten, und zwar in allen Combinirungen der verbundenen Merkmale. Soweit die Erfahrung reicht, finden wir es überall bestätigt, dass constante Nachkommen nur dann gebildet werden können, wenn die Keimzellen und der befruchtende Pollen gleichartig, somit beide mit der Anlage ausgerüstet sind, völlig gleiche Individuen zu beleben; wie das bei der normalen Befruchtung der reinen Arten der Fall ist. Wir müssen es daher als nothwendig erachten, dass auch bei Erzeugung der constanten [25] Formen an der Hybridpflanze vollkommen gleiche Factoren zusammenwirken. Da die verschiedenen constanten Formen an einer Pflanze, ja in einer Blüthe derselben erzeugt werden, erscheint die Annahme folgerichtig, dass in den Fruchtknoten der Hybriden so vielerlei Keimzellen (Keimbläschen) und in den Antheren so vielerlei Pollenzellen gebildet werden, als constante Combinationsformen möglich sind, und dass diese Keim- und Pollenzellen ihrer inneren Beschaffenheit nach den einzelnen Formen entsprechen.

In der That lässt sich auf theoretischem Wege zeigen, dass diese Annahme vollständig ausreichen würde, um die Entwicklung der Hybri-

den in den einzelnen Generationen zu erklären, wenn man zugleich voraussetzen dürfte, dass die verschiedenen Arten von Keim- und Pollenzellen an der Hybride durchschnittlich in gleicher Anzahl gebildet werden.

Um diese Voraussetzungen auf experimentellem Wege einer Prüfung zu unterziehen, wurden folgende Versuche ausgewählt: Zwei Formen, welche in der Gestalt der Samen und in der Färbung des Albumens constant verschieden waren, wurden durch Befruchtung verbunden.

Werden die differirenden Merkmale wieder mit *A*, *B*, *a*, *b* bezeichnet, so war:

AB Samenpflanze,	*ab* Pollenpflanze.
A Gestalt rund,	*a* Gestalt kantig.
B Albumen gelb,	*b* Albumen grün.

Die künstlich befruchteten Samen wurden sammt mehreren Samen der beiden Stammpflanzen angebaut, und davon die kräftigsten Exemplare für die wechselseitige Kreuzung bestimmt. Befruchtet wurde:

1. Die Hybride mit dem Pollen von *AB*.
2. Die Hybride „ „ „ „ *ab*.
3. *AB* „ „ „ der Hybride.
4. *ab* „ „ „ der Hybride.

Für jeden von diesen 4 Versuchen wurden an 3 Pflanzen sämmtliche Blüthen befruchtet. War die obige Annahme richtig, so mussten sich an den Hybriden Keim- und Pollenzellen von den Formen *AB*, *Ab*, *aB*, *ab* entwickeln, und es wurden verbunden:

[26] 1. Die Keimzellen *AB*, *Ab*, *aB*, *ab* mit den Pollenzellen *AB*.
2. „ *AB*, *Ab*, *aB*, *ab* „ *ab*.
3. „ *AB* „ *AB*, *Ab*, *aB*, *ab*.
4. „ *ab* „ *AB*, *Ab*, *aB*, *ab*.

Aus jedem von diesen Versuchen konnten dann nur folgende Formen hervorgehen:

1. *AB*, *ABb*, *AaB*, *AaBb*.
2. *AaBb*, *Aab*, *aBb*, *ab*.
3. *AB*, *ABb*, *AaB*, *AaBb*.
4. *AaBb*, *Aab*, *aBb*, *ab*.

Wurden ferner die einzelnen Formen der Keim- und Pollenzellen von der Hybride durchschnittlich in gleicher Anzahl gebildet, so mussten bei jedem Versuche die angeführten 4 Verbindungen in numerischer Beziehung gleich stehen. Eine vollkommene Uebereinstimmung der Zahlenverhältnisse war indessen nicht zu erwarten, da bei jeder Befruchtung, auch bei der normalen, einzelne Keimzellen unentwickelt bleiben oder später verkümmern, und selbst manche von den gut ausgebildeten Samen nach dem Anbaue nicht zum Keimen gelangen. Auch beschränkt sich die gemachte Voraussetzung darauf, dass bei der Bildung der verschiedenartigen Keim- und Pollenzellen die gleiche Anzahl angestrebt werde, ohne dass diese an jeder einzelnen Hybride mit mathematischer Genauigkeit erreicht werden müsste.

Der erste und zweite Versuch hatten vorzugsweise den Zweck, die Beschaffenheit der hybriden Keimzellen zu prüfen, so wie der dritte und vierte Versuch über die Pollenzellen zu entscheiden hatte. Wie aus der obigen Zusammenstellung hervorgeht, mussten der erste und dritte Versuch, ebenso der zweite und vierte ganz gleiche Verbindungen liefern, auch sollte der Erfolg schon im zweiten Jahre an der Gestalt und Färbung der künstlich befruchteten Samen theilweise ersichtlich sein. Bei dem ersten und dritten Versuche kommen die dominirenden Merkmale der Gestalt und Farbe A und B in jeder Verbindung vor, und zwar zum Theile constant, zum Theile in hybrider Vereinigung mit den recessiven Characteren a und b, wesshalb sie sämmtlichen Samen ihre Eigenthümlichkeit aufprägen müssen. Alle Samen sollten daher, wenn die Voraussetzung eine richtige war, rund und gelb erscheinen. Bei dem zweiten und vierten Versuche hingegen ist eine [27] Verbindung hybrid in Gestalt und Farbe, daher sind die Samen rund und gelb; eine andere ist hybrid in der Gestalt und constant in dem recessiven Merkmale der Farbe, daher die Samen rund und grün; die dritte ist constant in dem recessiven Merkmale der Gestalt und hybrid in der Farbe, daher die Samen kantig und gelb; die vierte ist constant in beiden recessiven Merkmalen, daher die Samen kantig und grün. Bei diesen beiden Versuchen waren daher viererlei Samen zu erwarten, nämlich: runde gelbe, runde grüne, kantige gelbe, kantige grüne.

Die Ernte entsprach den gestellten Anforderungen vollkommen.

Es wurden erhalten bei dem

1. Versuche 98 ausschliesslich runde gelbe Samen;
3. „ 94 „ „ „ „

2. Versuche 31 runde gelbe, 26 runde grüne, 27 kantige gelbe, 26 kantige grüne Samen;

4. Versuche 24 runde gelbe, 25 runde grüne, 22 kantige gelbe, 27 kantige grüne Samen.

An einem günstigen Erfolge war nun kaum mehr zu zweifeln, die nächste Generation müsste die endgültige Entscheidung bringen. Von den angebauten Samen kamen im folgenden Jahre bei dem ersten Versuche 90, bei dem dritten 87 Pflanzen zur Fruchtbildung; von diesen brachten bei dem

Versuche 1.	3.		
20	25	runde gelbe Samen	*AB.*
23	19	runde gelbe und grüne Samen	*ABb.*
25	22	runde und kantige gelbe Samen	*AaB.*
22	21	runde und kantige, gelbe und grüne Samen . . .	*AaBb.*

Bei dem zweiten und vierten Versuche gaben die runden und gelben Samen Pflanzen mit runden und kantigen, gelben und grünen Samen . . . . *AaBb.*

Von den runden grünen Samen wurden Pflanzen erhalten mit runden und kantigen grünen Samen . . . . *Aab.*

Die kantigen gelben Samen gaben Pflanzen mit kantigen gelben und grünen Samen . . . . *aBb.*

Aus den kantigen grünen Samen wurden Pflanzen gezogen, die wieder nur kantige grüne Samen brachten . . . . *ab.*

Obwohl auch bei diesen beiden Versuchen einige Samen nicht keimten, konnte dadurch in den schon im vorhergehenden Jahre gefundenen Zahlen nichts geändert werden, da jede Samenart Pflanzen gab, die in Bezug auf die Samen unter sich gleich und von den anderen verschieden waren. Es brachten daher:

[28]

2. Versuch.	4. Versuch.		
31	24	Pflanzen Samen von der Form	*AaBb.*
26	25	„ „ „ „ „	*Aab.*
27	22	„ „ „ „ „	*aBb.*
26	27	„ „ „ „ „	*ab.*

Bei allen Versuchen erschienen daher sämmtliche Formen, welche die gemachte Voraussetzung verlangte, und zwar in nahezu gleicher Anzahl.

Bei einer weiteren Probe wurden die Merkmale der Blüthenfarbe und Axenlänge in die Versuche aufgenommen, und die Auswahl so getroffen, dass im dritten Versuchsjahre jedes Merkmal an der Hälfte sämmtlicher Pflanzen hervortreten musste, falls die obige Annahme ihre Richtigkeit hatte. *A*, *B*, *a*, *b* dienen wieder zur Bezeichnung der verschiedenen Merkmale.

A Blüthen violett-roth, *a* Blüthen weiss.
B Axe lang, *b* Axe kurz.

Die Form *Ab* wurde befruchtet mit *ab*, woraus die Hybride *Aab* hervorging. Ferner wurde befruchtet *aB* gleichfalls mit *ab*, daraus die Hybride *aBb*. Im zweiten Jahre wurde für die weitere Befruchtung die Hybride *Aab* als Samenpflanze, die andere *aBb* als Pollenpflanze verwendet.

Samenpflanze *Aab*, Pollenpflanze *aBb*.
Mögliche Keimzellen *Ab*, *ab*, Pollenzellen *aB*, *ab*.

Aus der Befruchtung zwischen den möglichen Keim- und Pollenzellen mussten 4 Verbindungen hervorgehen, nämlich:

$$AaBb + aBb + Aab + ab.$$

Daraus wird ersichtlich, dass nach obiger Voraussetzung im dritten Versuchsjahre von sämmtlichen Pflanzen

die Hälfte violett-rothe Blüthen haben sollte (*Aa*) . . . . Glieder: 1·3
„ weisse Blüthe (*a*) . . . . „ 2·4
„ eine lange Axe (*Bb*) . . . . „ 1·2
„ eine kurze Axe (*b*) . . . . „ 3·4

Aus 45 Befruchtungen des zweiten Jahres wurden 187 Samen erhalten, wovon im dritten Jahre 166 Pflanzen zur Blüthe gelangten Darunter erschienen die einzelnen Glieder in folgender Anzahl:

[29]

Glied:	Blüthenfarbe:	Axe:	
1	violett-roth	lang	. . . 47mal
2	weiss	lang	. . . 40 „
3	violett-roth	kurz	. . . 38 „
4	weiss	kurz	. . . 41 „

Es kam daher die violett-rothe Blüthenfarbe (*Aa*) an 85 Pflanzen vor
„ weisse „ (*a*) „ 81 „ „
„ lange Axe (*Bb*) „ 87 „ „
„ kurze „ (*b*) „ 79 „ „

Die aufgestellte Ansicht findet auch in diesem Versuche eine ausreichende Bestätigung.

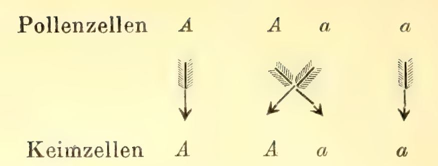
Für die Merkmale der Hülsenform, Hülsenfarbe und Blüthenstellung wurden ebenfalls Versuche im Kleinen angestellt und ganz gleich stimmende Resultate erhalten. Alle Verbindungen, welche durch die Vereinigung der verschiedenen Merkmale möglich wurden, erschienen pünctlich und in nahezu gleicher Anzahl.

Es ist daher auch auf experimentellem Wege die Annahme gerechtfertigt, dass die Erbsen-Hybriden Keim- und Pollenzellen bilden, welche ihrer Beschaffenheit nach in gleicher Anzahl allen constanten Formen entsprechen, welche aus der Combinirung der durch Befruchtung vereinigten Merkmale hervorgehen.

Die Verschiedenheit der Formen unter den Nachkommen der Hybriden, sowie die Zahlenverhältnisse, in welchen dieselben beobachtet werden, finden in dem eben erwiesenen Satze eine hinreichende Erklärung. Den einfachsten Fall bietet die Entwicklungsreihe für je zwei differirende Merkmale. Diese Reihe wird bekanntlich durch den Ausdruck: $A + 2Aa + a$ bezeichnet, wobei A und a die Formen mit den constant differirenden Merkmalen und Aa die Hybrid-Gestalt beider bedeuten. Sie enthält unter 3 verschiedenen Gliedern 4 Individuen. Bei der Bildung derselben werden Pollen- und Keimzellen von der Form A und a durchschnittlich zu gleichen Theilen in die Befruchtung treten, daher jede Form zweimal, da 4 Individuen gebildet werden. Es nehmen demnach an der Befruchtung theil:

die Pollenzellen $A + A + a + a$
die Keimzellen $A + A + a + a$

[30]Es bleibt ganz dem Zufalle überlassen, welche von den beiden Pollenarten sich mit jeder einzelnen Keimzelle verbindet. Indessen wird es nach den Regeln der Wahrscheinlichkeit im Durchschnitte vieler Fälle immer geschehen, dass sich jede Pollenform A und a gleich oft mit jeder Keimzellform A und a vereinigt; es wird daher eine von den beiden Pollenzellen A mit einer Keimzelle A, die andere mit einer Keimzelle a bei der Befruchtung zusammentreffen, und eben so eine Pollenzelle a mit einer Keimzelle A, die andere mit a verbunden werden.



Das Ergebniss der Befruchtung lässt sich dadurch anschaulich machen, dass die Bezeichnungen für die verbundenen Keim- und Pollenzellen in Bruchform angesetzt werden, und zwar für die Pollenzellen über, für die Keimzellen unter dem Striche. Man erhält in dem vorliegenden Falle:

$$\frac{A}{A} + \frac{A}{a} + \frac{a}{A} + \frac{a}{a}$$

Bei dem ersten und vierten Gliede sind Keim- und Pollenzellen gleichartig, daher müssen die Producte ihrer Verbindung constant sein, nämlich A und a; bei dem zweiten und dritten hingegen erfolgt abermals eine Vereinigung der beiden differirenden Stamm-Merkmale, daher auch die aus diesen Befruchtungen hervorgehenden Formen mit der Hybride, von welcher sie abstammen, ganz identisch sind. Es findet demnach eine wiederholte Hybridisirung statt. Daraus erklärt sich die auffallende Erscheinung, dass die Hybriden im Stande sind, nebst den beiden Stammformen auch Nachkommen zu erzeugen, die ihnen selbst gleich sind; $\frac{A}{a}$ und $\frac{a}{A}$ geben beide dieselbe Verbindung Aa, da es, wie schon früher angeführt wurde, für den Erfolg der Befruchtung keinen Unterschied macht, welches von den beiden Merkmalen der Pollen- oder Keimzelle angehört. Es ist daher

$$\frac{A}{A} + \frac{A}{a} + \frac{a}{A} + \frac{a}{a} = A + 2Aa + a.$$

So gestaltet sich der mittlere Verlauf bei der Selbstbefruchtung der Hybriden, wenn in denselben zwei differirende Merkmale vereinigt sind. In einzelnen Blüthen und an einzelnen Pflanzen [31] kann jedoch das Verhältniss, in welchem die Formen der Reihe gebildet werden, nicht unbedeutende Störungen erleiden. Abgesehen davon, dass die Anzahl, in welcher beiderlei Keimzellen im Fruchtknoten vorkommen, nur im Durchschnitte als gleich angenommen werden kann, bleibt es ganz dem Zufalle überlassen, welche von den beiden Pollenarten an jeder einzelnen Keimzelle die Befruchtung vollzieht. Desshalb müs-

sen die Einzelwerthe nothwendig Schwankungen unterliegen, und es sind selbst extreme Fälle möglich, wie sie früher bei den Versuchen über die Gestalt der Samen und die Färbung des Albumens angeführt wurden. Die wahren Verhältnisszahlen können nur durch das Mittel gegeben werden, welches aus der Summe möglichst vieler Einzelwerthe gezogen wird; je grösser ihre Anzahl, desto genauer wird das blos Zufällige eliminirt.

Die Entwicklungsreihe für Hybriden, in denen zweierlei differirende Merkmale verbunden sind, enthält unter 16 Individuen 9 verschiedene Formen, nämlich: $AB + Ab + aB + ab + 2\,ABb + 2\,aBb + 2\,AaB + 2\,Aab + 4\,AaBb$. Zwischen den verschiedenen Merkmalen der Stammpflanzen A, a und B, b sind 4 constante Combinationen möglich, daher erzeugt auch die Hybride die entsprechenden 4 Formen von Keim- und Pollenzellen: AB, Ab, aB, ab, und jede davon wird im Durchschnitte 4mal in Befruchtung treten, da in der Reihe 16 Individuen enthalten sind. Daher nehmen an der Befruchtung Theil die

Pollenzellen: $AB + AB + AB + AB + Ab + Ab + Ab + Ab + aB + aB + aB + aB + ab + ab + ab + ab$.

Keimzellen: $AB + AB + AB + AB + Ab + Ab + Ab + Ab + aB + aB + aB + aB + ab + ab + ab + ab$.

Im mittleren Verlaufe der Befruchtung verbindet sich jede Pollenform gleich oft mit jeder Keimzellform, daher jede von den 4 Pollenzellen AB einmal mit einer von den Keimzellarten AB, Ab, aB, ab. Genau eben so erfolgt die Vereinigung der übrigen Pollenzellen von den Formen Ab, aB, ab mit allen anderen Keimzellen. Man erhält demnach:

$$\frac{AB}{AB} + \frac{AB}{Ab} + \frac{AB}{aB} + \frac{AB}{ab} + \frac{Ab}{AB} + \frac{Ab}{Ab} + \frac{Ab}{aB} + \frac{Ab}{ab} + \frac{aB}{AB} + \frac{aB}{Ab} + \frac{aB}{aB} + \frac{aB}{ab} + \frac{ab}{AB} + \frac{ab}{Ab} + \frac{ab}{aB} + \frac{ab}{ab}, \text{ oder}$$

$$AB + ABb + AaB + AaBb + ABb + Ab + AaBb + Aab + AaB + AaBb + aB + aBb + AaBb + Aab + aBb + ab =^{1)} AB + Ab + aB + ab + 2\,ABb + 2\,aBb + 2\,AaB + 2\,Aab + 4\,AaBb.$$

[32] In ganz ähnlicher Weise erklärt sich die Entwicklungsreihe der Hybriden, wenn in denselben dreierlei differirende Merkmale

[1]) Im Erstdruck steht hier ein Pluszeichen (+); im Manuskript heißt es klar und deutlich: =. Uebrigens hat auf diesen sinnstörenden Druckfehler schon Bateson in „Mendels Principles of Heredity (1909)“ ohne Kenntnis des Manuskripts aufmerksam gemacht.

verbunden sind. Die Hybride bildet 8 verschiedene Formen von Keim- und Pollenzellen: *ABC*, *ABc*, *AbC*, *Abc*, *aBC*, *aBc*, *abC*, *abc*, und jede Pollenform vereinigt sich wieder durchschnittlich einmal mit jeder Keimzellform.

Das Gesetz der Combinirung der differirenden Merkmale, nach welchem die Entwicklung der Hybriden erfolgt, findet demnach seine Begründung und Erklärung in dem erwiesenen Satze, dass die Hybriden Keim- und Pollenzellen erzeugen, welche in gleicher Anzahl allen constanten Formen entsprechen, die aus der Combinirung der durch Befruchtung vereinigter Merkmale hervorgehen.

Versuche über die Hybriden anderer Pflanzenarten.

Es wird die Aufgabe weiterer Versuche sein, zu ermitteln, ob das für Pisum gefundene Entwicklungsgesetz auch bei den Hybriden anderer Pflanzen Geltung habe. Zu diesem Zwecke wurden in der letzen Zeit mehrere Versuche eingeleitet. Beendet sind zwei kleinere Experimente mit Phaseolus-Arten, welche hier Erwähnung finden mögen.

Ein Versuch mit Phaseolus vulgaris und Phaseolus nanus L. gab ein ganz übereinstimmendes Resultat. Ph. nanus hatte nebst der zwergartigen Axe grüne einfach gewölbte Hülsen, Ph. vulgaris hingegen eine 10—12' hohe Axe und gelb gefärbte, zur Zeit der Reife eingeschnürte Hülsen. Die Zahlenverhältnisse, in welchen die verschiedenen Formen in den einzelnen Generationen vorkamen, waren dieselben wie bei Pisum. Auch die Entwicklung der constanten Verbindungen erfolgte nach dem Gesetze der einfachen Combinirung der Merkmale, genau so, wie es bei Pisum der Fall ist. Es wurden erhalten:

[33] Constante Verbindung:	Axe:	Farbe der unreifen Hülse:	Form der reifen Hülse:
1	lang	grün	gewölbt
2	„	„	eingeschnürt
3	„	gelb	gewölbt
4	„	„	eingeschnürt
5	kurz	grün	gewölbt
6	„	„	eingeschnürt
7	„	gelb	gewölbt
8	„	„	eingeschnürt.

Die grüne Hülsenfarbe, die gewölbte Form der Hülse und die hohe Axe waren, wie bei Pisum, dominirende Merkmale.

Ein anderer Versuch mit zwei sehr verschiedenen Phaseolus-Arten hatte nur einen theilweisen Erfolg. Als Samenpflanze diente Ph. nanus L., eine ganz constante Art mit weissen Blüthen in kurzen Trauben und kleinen weissen Samen in geraden, gewölbten und glatten Hülsen; als Pollenpflanze Ph. multiflorus W. mit hohem windenden Stengel, purpurrothen Blüthen in sehr langen Trauben, rauhen sichelförmig gekrümmten Hülsen und grossen Samen, welche auf pfirsichblüthrothem Grunde schwarz gefleckt und geflammt sind.

Die Hybride hatte mit der Pollenpflanze die grösste Aehnlichkeit, nur die Blüthen erschienen weniger intensiv gefärbt. Ihre Fruchtbarkeit war eine sehr beschränkte, von 17 Pflanzen, die zusammen viele hundert Blüthen entwickelten, wurden im Ganzen nur 49 Samen geerntet. Diese waren von mittlerer Grösse und besassen eine ähnliche Zeichnung von Ph. multiflorus; auch die Grundfarbe war nicht wesentlich verschieden. Im nächsten Jahre wurden davon 44 Pflanzen erhalten, von denen nur 31 zur Blüthe gelangten. Die Merkmale von Ph nanus, welche in der Hybride sämmtlich latent wurden, kamen in verschiedenen Combinirungen wieder zum Vorscheine, das Verhältniss derselben zu den dominirenden musste jedoch bei der geringen Anzahl von Versuchspflanzen sehr schwankend bleiben; bei einzelnen Merkmalen, wie bei jenen der Axe und der Hülsenform, war dasselbe indessen wie bei Pisum fast genau 1 : 3.

So gering auch der Erfolg dieses Versuches für die Feststellung der [34] Zahlenverhältnisse sein mag, in welchen die verschiedenen Formen vorkamen, so bietet er doch anderseits den Fall einer merkwürdigen Farbenwandlung an den Blüthen und Samen der Hybriden dar. Bei Pisum treten bekanntlich die Merkmale der Blüthen- und Samenfarbe in der ersten und den weiteren Generationen unverändert hervor und die Nachkommen der Hybriden tragen ausschliesslich das eine oder das andere der beiden Stamm-Merkmale an sich. Anders verhält sich die Sache bei dem vorliegenden Versuche. Die weisse Blumen- und Samenfarbe von Ph. nanus erschien allerdings gleich in der ersten Generation an einem ziemlich fruchtbaren Exemplare, allein die übrigen 30 Pflanzen entwickelten Blüthenfarben, die verschiedene Abstufungen von

Purpurroth bis Blassviolett darstellen. Die Färbung der Samenschale war nicht minder verschieden, als die der Blüthe. Keine Pflanze konnte als vollkommen fruchtbar gelten, manche setzten gar keine Früchte an, bei anderen entwickelten sich dieselben erst aus den letzten Blüthen und kamen nicht mehr zur Reife, nur von 15 Pflanzen wurden gut ausgebildete Samen geerntet. Die meiste Neigung zur Unfruchtbarkeit zeigten die Formen mit vorherrschend rother Blüthe, indem von 16 Pflanzen nur 4 reife Samen gaben. Drei davon hatten eine ähnliche Samenzeichnung wie Ph. multiflorus, jedoch eine mehr oder weniger blasse Grundfarbe, die vierte Pflanze brachte nur einen Samen von einfach brauner Färbung. Die Formen mit überwiegend violetter Blüthenfarbe hatten dunkelbraune, schwarzbraune und ganz schwarze Samen.

Der Versuch wurde noch durch zwei Generationen unter gleich ungünstigen Verhältnissen fortgeführt, da selbst unter den Nachkommen ziemlich fruchtbarer Pflanzen wieder ein Theil wenig fruchtbar oder ganz steril wurde. Andere Blüthen- und Samenfarben, als die angeführten, kamen weiter nicht vor. Die Formen, welche in der ersten Generation eines oder mehrere von den recessiven Merkmalen erhielten, blieben in Bezug auf diese ohne Ausnahme constant. Auch von jenen Pflanzen, welche violette Blüthen und braune oder schwarze Samen besassen, änderten einzelne in den nächsten Generationen die Blumen- und Samenfarbe nicht mehr, die Mehrzahl jedoch erzeugte nebst ganz gleichen [35] Nachkommen auch solche, welche weisse Blüthen und eben so gefärbte Samenschalen erhielten. Die roth blühenden Pflanzen blieben so wenig fruchtbar, dass sich über ihre Weiterentwicklung nichts mit Bestimmtheit sagen lässt.

Ungeachtet der vielen Störungen, mit welchen die Beobachtung zu kämpfen hatte, geht doch soviel aus diesem Versuche hervor, dass die Entwicklung der Hybriden in Bezug auf jene Merkmale, welche die Gestalt der Pflanze betreffen, nach demselben Gesetze wie bei Pisum erfolgt. Rücksichtlich der Farbenmerkmale scheint es allerdings schwierig zu sein, eine genügende Uebereinstimmung aufzufinden. Abgesehen davon, dass aus der Verbindung einer weissen und purpurrothen Färbung eine ganze Reihe von Farben hervorgeht, von Purpur bis Blassviolett und Weiss, muss auch der Umstand auffallen, dass unter 31 blühenden Pflanzen nur eine den recessiven Character der weissen Fär-

bung erhielt, während das bei Pisum durchschnittlich schon an jeder vierten Pflanze der Fall ist.

Aber auch diese räthselhaften Erscheinungen würden sich wahrscheinlich nach dem für Pisum geltenden Gesetze erklären lassen, wenn man voraussetzen dürfte, dass die Blumen- und Samenfarbe des Ph. multiflorus aus zwei oder mehreren ganz selbstständigen Farben zusammengesetzt sei, die sich einzeln ebenso verhalten, wie jedes andere constante Merkmal an der Pflanze. Wäre die Blüthenfarbe A zusammengesetzt aus den selbstständigen Merkmalen $A_1 + A_2 + \ldots$, welche den Gesammt-Eindruck der purpurrothen Färbung hervorrufen, so müssten durch Befruchtung mit dem differirenden Merkmale der weissen Farbe a die hybriden Verbindungen $A_1 a + A_2 a + \ldots$ gebildet werden, und ähnlich würde es sich mit der correspondirenden Färbung der Samenschale verhalten. Nach der obigen Voraussetzung wäre jede von diesen hybriden Farbenverbindungen selbstständig und würde sich demnach ganz unabhängig von den übrigen entwickeln. Man sieht dann leicht ein, dass aus der Combinirung der einzelnen Entwicklungsreihen eine vollständige Farbenreihe hervorgehen müsste. Wäre z. B. $A = A_1 + A_2$, so [36] entsprechen den Hybriden $A_1 a$ und $A_2 a$ die Entwicklungsreihen

$$A_1 + 2 A_1 a + a$$
$$A_2 + 2 A_2 a + a.$$

Die Glieder dieser Reihen können in 9 verschiedene Verbindungen treten und jede davon stellt die Bezeichnung für eine andere Farbe vor:

$1 A_1 A_2$	$2 A_1 a A_2$	$1 A_2 a$,
$2 A_1 A_2 a$	$4 A_1 a A_2 a$	$2 A_2 a a$,
$1 A_1 a$	$2 A_1 a a$	$1 a a$.

Die den einzelnen Verbindungen vorausgesetzten Zahlen geben zugleich an, wie viele Pflanzen mit der entsprechenden Färbung in die Reihe gehören. Da die Summe derselben 16 beträgt, so sind sämmtliche Farben im Durchschnitte auf je 16 Pflanzen vertheilt, jedoch wie die Reihe selbst zeigt, in ungleichen Verhältnissen.

Würde die Farbenentwicklung wirklich in dieser Weise erfolgen, so könnte auch der oben angeführte Fall eine Erklärung finden, dass nämlich die weisse Blüthen- und Hülsenfarbe unter 31 Pflanzen der ersten Generation nur einmal vorkam. Diese Färbung ist in der Reihe

nur einmal enthalten, und könnte daher auch nur im Durchschnitte unter je 16, bei drei Farbenmerkmalen sogar nur unter 64 Pflanzen einmal entwickelt werden.

Es darf jedoch nicht vergessen werden, dass die hier versuchte Erklärung auf einer blossen Vermuthung beruht, die weiter nichts für sich hat, als das sehr unvollständige Resultat des eben besprochenen Versuches. Es wäre übrigens eine lohnende Arbeit, die Farbenentwicklung der Hybriden durch ähnliche Versuche weiter zu verfolgen, da es wahrscheinlich ist, dass wir auf diesem Wege die ausserordentliche Mannigfaltigkeit in der Färbung unserer Zierblumen begreifen lernen.

Bis jetzt ist mit Sicherheit kaum mehr bekannt, als dass die Blüthenfarbe bei den meisten Zierpflanzen ein äusserst veränderliches Merkmal ist. Man hat häufig die Meinung ausgesprochen, dass die Stabilität der Arten durch die Cultur in hohem Grade erschüttert oder ganz gebrochen wurde, und ist sehr geneigt, die Entwicklung der Culturformen als eine regellose und zufällige hinzustellen; dabei wird gewöhnlich [37] auf die Färbung der Zierpflanzen, als Muster aller Unbeständigkeit, hingewiesen. Es ist jedoch nicht einzusehen, warum das blosse Versetzen in den Gartengrund eine so durchgreifende und nachhaltige Revolution im Pflanzen-Organismus zur Folge haben müsse. Niemand wird im Ernste behaupten wollen, dass die Entwicklung der Pflanze im freien Lande durch andere Gesetze geleitet wird, als am Gartenbeete. Hier wie dort müssen typische Abänderungen auftreten, wenn die Lebensbedingungen für eine Art geändert werden und diese die Fähigkeit besitzt, sich den neuen Verhältnissen anzupassen. Es wird gerne zugegeben, dass durch die Cultur die Enstehung neuer Varietäten begünstigt und durch die Hand des Menschen manche Abänderung erhalten wird, welche im freien Zustande unterliegen müsste, allein nichts berechtigt uns zu der Annahme dass die Neigung zur Varietätenbildung so ausserordentlich gesteigert werde, dass die Arten bald alle Selbstständigkeit verlieren und ihre Nachkommen in einer endlosen Reihe höchst veränderlicher Formen auseinander gehen. Wäre die Aenderung in den Vegetations-Bedingungen die alleinige Ursache der Variabilität, so dürfte man erwarten, dass jene Culturpflanzen, welche Jahrhunderte hindurch unter fast gleichen Verhältnissen angebaut wurden, wieder an Selbstständigkeit gewonnen hätten. Das ist bekanntlich nicht der Fall, da gerade unter diesen nicht

blos die verschiedensten, sondern auch die veränderlichsten Formen gefunden werden. Nur die Leguminosen, wie Pisum, Phaseolus, Lens, deren Befruchtungs-Organe durch das Schiffchen geschützt sind, machen davon eine bemerkenswerthe Ausnahme. Auch da sind während einer mehr als 1000jährigen Cultur unter den mannigfaltigsten Verhältnissen zahlreiche Varietäten entstanden, diese behaupten jedoch unter gleich bleibenden Lebensbedingungen eine Selbstständigkeit, wie sie wild wachsenden Arten zukommt.

Es bleibt mehr als wahrscheinlich, dass für die Veränderlichkeit der Culturgewächse ein Factor thätig ist, dem bisher wenig Aufmerksamkeit zugewendet wurde. Verschiedene Erfahrungen drängen zu der Ansicht, dass unsere Culturpflanzen mit wenigen Ausnahmen Glieder verschiedener Hybridreihen sind, deren gesetzmässige Weiterentwicklung durch häufige Zwischenkreuzungen [38] abgeändert und aufgehalten wird. Es ist der Umstand nicht zu übersehen, dass die cultivirten Gewächse meistens in grösserer Anzahl neben einander gezogen werden, wodurch für die wechselseitige Befruchtung zwischen den vorhandenen Varietäten und mit den Arten selbst die günstigste Gelegenheit geboten wird. Die Wahrscheinlichkeit dieser Ansicht wird durch die Thatsache unterstützt, dass unter dem grossen Heere veränderlicher Formen immer einzelne gefunden werden, welche in dem einen oder anderen Merkmale constant bleiben, wenn nur jeder fremde Einfluss sorgfältig abgehalten wird. Diese Formen entwickeln sich genau eben so, wie gewisse Glieder der zusammengesetzten Hybridreihen. Auch bei dem empfindlichsten aller Merkmale, bei jenem der Farbe, kann es der aufmerksamen Beobachtung nicht entgehen, dass an den einzelnen Formen die Neigung zur Veränderlichkeit in sehr verschiedenem Grade vorkommt. Unter Pflanzen, die aus einer spontanen Befruchtung stammen, gibt es oft solche, deren Nachkommen in Beschaffenheit und Anordnung der Farben weit auseinandergehen, während andere wenig abweichende Formen liefern, und unter einer grösseren Anzahl einzelne getroffen werden, welche ihre Blumenfarbe unverändert auf die Nachkommen übertragen. Die cultivirten Dianthus-Arten geben dafür einen lehrreichen Beleg. Ein weiss blühendes Exemplar von Dianthus Caryophyllus, welches selbst von einer weissblumigen Varietät abstammte, wurde während der Blüthezeit in einem Glashause abgesperrt; die zahlreich davon gewonnenen Samen gaben Pflanzen mit durchaus gleicher weisser

Blüthenfarbe. Ein ähnliches Resultat wurde von einer rothen, etwas ins Violette schimmernden und einer weissen roth gestreiften Abart erhalten. Viele andere hingegen, welche auf dieselbe Weise geschützt wurden, gaben mehr oder weniger verschieden gefärbte und gezeichnete Nachkommen.

Wer die Färbungen, welche bei Zierpflanzen aus gleicher Befruchtung hervorgehen, überblickt, wird sich nicht leicht der Ueberzeugung verschliessen können, dass auch hier die Entwicklung nach einem bestimmten Gesetze erfolgt, welches möglicherweise seinen Ausdruck in der Combinirung mehrerer selbstständiger Farbenmerkmale findet.

---

[39] Schluss-Bemerkungen.

Es dürfte nicht ohne Interesse sein, die bei Pisum gemachten Beobachtungen mit den Resultaten zu vergleichen, zu welchen die beiden Autoritäten in diesem Fache, Kölreuter und Gärtner, bei ihren Forschungen gelangt sind. Nach der übereinstimmenden Ansicht beider halten die Hybriden der äusseren Erscheinung nach entweder die Mittelform zwischen den Stammarten, oder sie sind dem Typus der einen oder der anderen näher gerückt, manchmal von denselben kaum zu unterscheiden. Aus den Samen derselben gehen gewöhnlich, wenn die Befruchtung durch den eigenen Pollen geschah, verschiedene von dem normalen Typus abweichende Formen hervor. In der Regel behält die Mehrzahl der Individuen aus einer Befruchtung die Form der Hybride bei, während andere wenige der Samenpflanze ähnlicher werden und ein oder das andere Individuum der Pollenpflanze nahe kommt. Das gilt jedoch nicht von allen Hybriden ohne Ausnahme. Bei einzelnen sind die Nachkommen theils der einen, theils der anderen Stammpflanze näher gerückt, oder sie neigen sich sämmtlich mehr nach der einen oder der anderen Seite hin; bei einigen aber bleiben sie der Hybride vollkommen gleich und pflanzen sich unverändert fort. Die Hybriden der Varietäten verhalten sich wie die Species-Hybriden, nur besitzen sie eine noch grössere Veränderlichkeit der Gestalten und eine mehr ausgesprochene Neigung, zu den Stammformen zurückzukehren.

In Bezug auf die Gestalt der Hybriden und ihre in der Regel erfolgende Entwicklung ist eine Uebereinstimmung mit den bei Pisum gemachten Beobachtungen nicht zu verkennen. Anders verhält es

sich mit den erwähnten Ausnahms-Fällen. Gärtner gesteht selbst, dass die genaue Bestimmung, ob eine Form mehr der einen oder der anderen von den beiden Stammarten ähnlich sei, öfter grosse Schwierigkeiten habe, indem dabei sehr viel auf die subjective Anschauung des Beobachters ankommt. Es konnte jedoch auch ein anderer Umstand dazu beitragen, dass die Resultate trotz der sorgfältigsten Beobachtung und Unterscheidung schwankend und unsicher wurden. Für die Versuche dienten grösstentheils Pflanzen, welche als gute Arten gelten und in [40] einer grösseren Anzahl von Merkmalen verschieden sind. Nebst den scharf hervortretenden Characteren müssen da, wo es sich im Allgemeinen um eine grössere oder geringere Aehnlichkeit handelt, auch jene Merkmale eingerechnet werden, welche oft schwer mit Worten zu fassen sind, aber dennoch hinreichen, wie jeder Pflanzenkenner weiss, um den Formen ein fremdartiges Aussehen zu geben. Wird angenommen, dass die Entwicklung der Hybriden nach dem für Pisum geltenden Gesetze erfolgte, so musste die Reihe bei jedem einzelnen Versuche sehr viele Formen umfassen, da die Gliederzahl bekanntlich mit der Anzahl der differirenden Merkmale nach den Potenzen von 3 zunimmt. Bei einer verhältnissmässig kleinen Anzahl von Versuchspflanzen konnte dann das Resultat nur annähernd richtig sein und in einzelnen Fällen nicht unbedeutend abweichen. Wären z. B. die beiden Stammarten in 7 Merkmalen verschieden, und würden aus den Samen ihrer Hybriden zur Beurtheilung des Verwandtschafts-Grades der Nachkommen 100 bis 200 Pflanzen gezogen, so sehen wir leicht ein, wie unsicher das Urtheil ausfallen müsste, da für 7 differirende Merkmale die Entwicklungsreihe 16,384 Individuen unter 2187 verschiedenen Formen enthält. Es könnte sich bald die eine, bald die andere Verwandtschaft mehr geltend machen, je nachdem der Zufall dem Beobachter diese oder jene Formen in grösserer Anzahl in die Hand spielt.

Kommen ferner unter den differirenden Merkmalen zugleich dominirende vor, welche ganz oder fast unverändert auf die Hybride übergehen, dann muss an den Gliedern der Entwicklungsreihe immer jene der beiden Stammarten mehr hervortreten, welche die grössere Anzahl der dominirenden Merkmale besitzt. In dem früher bei Pisum für dreierlei differirende Merkmale angeführten Versuche gehörten die dominirenden Charactere sämmtlich der Samenpflanze an. Obwohl die Glieder der Reihe sich ihrer inneren Beschaffenheit nach gleichmässig

zu beiden Stammpflanzen hinneigen, erhielt doch bei diesm Versuche der Typus der Samenpflanze ein so bedeutendes Uebergewicht, dass unter je 64 Pflanzen der ersten Generation 54 derselben ganz gleich kamen, oder nur in einem Merkmale verschieden waren. Man sieht, wie gewagt es unter Umständen sein kann, bei Hybriden aus der äusseren Uebereinstimmung Schlüsse auf ihre innere Verwandtschaft zu ziehen.

[41] Gärtner erwähnt, dass in jenen Fällen, wo die Entwicklung eine regelmässige war, unter den Nachkommen der Hybriden nicht die beiden Stammarten selbst erhalten wurden, sondern nur einzelne ihnen näher verwandte Individuen. Bei sehr ausgedehnten Entwicklungsreihen konnte es in der That nicht anders eintreffen. Für 7 differirende Merkmale z. B. kommen unter mehr als 16,000 Nachkommen der Hybride die beiden Stammformen nur je einmal vor. Es ist demnach nicht leicht möglich, dass dieselben schon unter einer geringen Anzahl von Versuchspflanzen erhalten werden; mit einiger Wahrscheinlichkeit darf man jedoch auf das Erscheinen einzelner Formen rechnen, die demselben in der Reihe nahe stehen.

Einer wesentlichen Verschiedenheit begegnen wir bei jenen Hybriden, welche in ihren Nachkommen constant bleiben und sich eben so wie die reinen Arten fortpflanzen. Nach Gärtner gehören hieher die ausgezeichnet fruchtbaren Hybriden: Aquilegia atropurpurea-canadensis, Lavatera pseudolbio-thuringiaca, Geum urbano-rivale und einige Dianthus-Hybriden; nach Wichura die Hybriden der Weidenarten. Für die Entwicklungsgeschichte der Pflanzen ist dieser Umstand von besonderer Wichtigkeit, weil constante Hybriden die Bedeutung neuer Arten erlangen. Die Richtigkeit des Sachverhaltes ist durch vorzügliche Beobachter verbürgt und kann nicht in Zweifel gezogen werden. Gärtner hatte Gelegenheit, den Dianthus Armeria-deltoides bis in die 10. Generation zu verfolgen, da sich derselbe regelmässig im Garten von selbst fortpflanzte.

Bei Pisum wurde es durch Versuche erwiesen, dass die Hybriden verschiedenartige Keim- und Pollen-Zellen bilden, und dass hierin der Grund für die Veränderlichkeit ihrer Nachkommen liegt. Auch bei anderen Hybriden, deren Nachkommen sich ähnlich verhalten, dürfen wir eine gleiche Ursache voraussetzen; für jene hingegen, welche constant bleiben, scheint die Annahme zulässig, dass ihre Befruchtungszellen gleichartig sind und mit der hybriden Grundzelle übereinstimmen. Nach der Ansicht berühmter Physiologen vereinigen sich bei den

Phanerogamen zu dem Zwecke der Fortpflanzung [42] je eine Keim- und Pollenzelle zu einer einzigen Zelle*), welche sich zur Stoffaufnahme und Bildung neuer Zellen zu einem selbstständigen Organismus weiter zu entwickeln vermag. Diese Entwicklung erfolgt nach einem constanten Gesetze, welches in der materiellen Beschaffenheit und Anordnung der Elemente begründet ist, die in der Zelle zur lebensfähigen Vereinigung gelangten. Sind die Fortpflanzungszellen gleichartig und stimmen dieselben mit der Grundzelle der Mutterpflanze überein, dann wird die Entwicklung des neuen Individuums durch dasselbe Gesetz geleitet, welches für die Mutterpflanze gilt. Gelingt es, eine Keimzelle mit einer ungleichartigen Pollenzelle zu verbinden, so müssen wir annehmen, dass zwischen jenen Elementen beider Zellen, welche die gegenseitigen Unterschiede bedingen, irgend eine Ausgleichung stattfindet. Die daraus hervorgehende Vermittlungszelle wird zur Grundlage des Hybriden-Organismus, dessen Entwicklung nothwendig nach einem anderen Gesetze erfolgt, als bei jeder der beiden Stammarten. Wird die Ausgleichung als eine vollständige angenommen, in dem Sinne nämlich, dass der hybride Embryo aus gleichartigen Zellen gebildet wird, in welchen die Differenzen gänzlich und bleibend vermittelt sind, so würde sich als weitere Folgerung ergeben, dass die Hybride, wie jede andere selbstständige Pflanzenart, in ihren Nachkommen constant bleiben werde. Die Fortpflanzungszellen, welche in dem Fruchtknoten und den Antheren derselben gebildet werden, [43] sind gleichartig und stimmen mit der zu Grunde liegenden Vermittlungszelle überein.

---

*) Bei Pisum ist es wohl ausser Zweifel gestellt, dass zur Bildung des neuen Embryo eine vollständige Vereinigung der Elemente beider Befruchtungszellen stattfinden müsse. Wie wollte man es sonst erklären, dass unter den Nachkommen der Hybriden beide Stammformen in gleicher Anzahl und mit allen ihren Eigenthümlichkeiten wieder hervortreten? Wäre der Einfluss des Keimsackes auf die Pollenzelle nur ein äusserer, wäre demselben blos die Rolle einer Amme zugetheilt, dann könnte der Erfolg einer jeden künstlichen Befruchtung kein anderer sein, als dass die entwickelte Hybride ausschliesslich der Pollenpflanze gleich käme, oder ihr doch sehr nahe stände. Das haben die bisherigen Versuche in keinerlei Weise bestätigt. Ein gründlicher Beweis für die vollkommene Vereinigung des Inhaltes beider Zellen liegt wohl in der allseitig bestätigten Erfahrung, dass es für die Gestalt der Hybride gleichgiltig ist, welche von den Stammformen die Samen- oder Pollenpflanze war.

Bezüglich jener Hybriden, deren Nachkommen veränderlich sind, dürfte man vielleicht annehmen, dass zwischen den differirenden Elementen der Keim- und Pollenzelle wohl insofern eine Vermittlung stattfindet, dass noch die Bildung einer Zelle als Grundlage der Hybride möglich wird, dass jedoch die Ausgleichung der widerstrebenden Elemente nur eine vorübergehende sei und nicht über das Leben der Hybridpflanze hinausreiche. Da in dem Habitus derselben während der ganzen Vegetationsdauer keine Aenderungen wahrnehmbar sind, müssten wir weiter folgern, dass es den differirenden Elementen erst bei der Entwicklung der Befruchtungszellen gelinge, aus der erzwungenen Verbindung herauszutreten. Bei der Bildung dieser Zellen betheiligen sich alle vorhandenen Elemente in völlig freier und gleichmässiger Anordnung, wobei nur die differirenden sich gegenseitig ausschliessen. Auf diese Weise würde die Entstehung so vielerlei Keim- und Pollenzellen ermöglicht, als die bildungsfähigen Elemente Combinationen zulassen.

Die hier versuchte Zurückführung des wesentlichen Unterschiedes in der Entwicklung der Hybriden auf eine dauernde oder vorübergehende Verbindung der differirenden Zellelemente kann selbstverständlich nur den Werth einer Hypothese ansprechen, für welche bei dem Mangel an sicheren Daten noch ein weiterer Spielraum offen stände. Einige Berechtigung für die ausgesprochene Ansicht liegt in dem für Pisum geführten Beweise, dass das Verhalten je zweier differirender Merkmale in hybrider Vereinigung unabhängig ist von den anderweitigen Unterschieden zwischen den beiden Stammpflanzen, und ferner, dass die Hybride so vielerlei Keim- und Pollenzellen erzeugt, als constante Combinationsformen möglich sind. Die unterscheidenden Merkmale zweier Pflanzen können zuletzt doch nur auf Differenzen in der Beschaffenheit und Gruppierung der Elemente beruhen, welche in den Grundzellen derselben in lebendiger Wechselwirkung stehen.

Die Geltung der für Pisum aufgestellten Sätze bedarf allerdings selbst noch der Bestätigung, und es wäre desshalb [44] eine Wiederholung wenigstens der wichtigsten Versuche wünschenswerth, z. B. jener über die Beschaffenheit der hybriden Befruchtungszellen. Dem einzelnen Beobachter kann leicht ein Differentiale entgehen, welches, wenn es auch anfangs unbedeutend scheint, doch so anwachsen kann, dass es für das Gesammt-Resultat nicht vernachlässigt werden darf. Ob die veränderlichen Hybriden anderer Pflanzenarten ein ganz übereinstimmendes Ver-

halten beobachten, muss gleichfalls erst durch Versuche entschieden werden; indessen dürfte man vermuthen, dass in wichtigen Puncten eine principielle Verschiedenheit nicht vorkommen könne, da die Einheit im Entwicklungsplane des organischen Lebens ausser Frage steht.

Zum Schlusse verdienen noch eine besondere Erwähnung die von Kölreuter, Gärtner u. a. durchgeführten Versuche über die Umwandlung einer Art in eine andere durch künstliche Befruchtung. Diesen Experimenten wurde eine besondere Wichtigkeit beigelegt, Gärtner rechnet dieselben zu den „allerschwierigsten in der Bastarderzeugung.“

Sollte eine Art *A* in eine andere *B* verwandelt werden, so wurden beide durch Befruchtung verbunden und die erhaltenen Hybriden abermals mit dem Pollen von *B* befruchtet; dann wurde aus den verschiedenen Abkömmlingen derselben jene Form ausgewählt, welche der Art *B* am nächsten stand und wiederholt mit dieser befruchtet, und sofort, bis man endlich eine Form erhielt, welche der *B* gleich kam und in ihren Nachkommen constant blieb. Damit war die Art *A* in die andere Art *B* umgewandelt. Gärtner allein hat 30 derartige Versuche mit Pflanzen aus den Geschlechtern: Aquilegia, Dianthus, Geum, Lavatera, Lychnis, Malva, Nicotiana und Oenothera durchgeführt. Die Umwandlungsdauer war nicht für alle Arten eine gleiche. Während bei einzelnen eine 3malige Befruchtung hinreichte, musste diese bei anderen 5- bis 6mal wiederholt werden; auch für die nämlichen Arten wurden bei verschiedenen Versuchen Schwankungen beobachtet. Gärtner schreibt diese Verschiedenheit dem Umstande zu, dass „die typische Kraft, womit eine Art bei der Zeugung zur Veränderung und Umbildung des mütterlichen Typus wirkt, bei den verschiedenen Gewächsen sehr verschieden ist, und [45] dass folglich die Perioden, innerhalb welcher und die Anzahl von Generationen, durch welche die eine Art in die andere umgewandelt wird, auch verschieden sein müssen, und die Umwandlung bei manchen Arten durch mehr, bei anderen aber durch weniger Generationen vollbracht wird.“ Ferner bemerkt derselbe Beobachter, „dass es auch bei dem Umwandlungsgeschäfte darauf ankommt, welcher Typus und welches Individuum zu der weiteren Umwandlung gewählt wird.“

Dürfte man voraussetzen, dass bei diesen Versuchen die Entwicklung der Formen auf eine ähnliche Weise wie bei Pisum erfolgte, so

würde der ganze Umwandlungsprocess eine ziemlich einfache Erklärung finden. Die Hybride bildet so vielerlei Keimzellen, als die in ihr vereinigten Merkmale constante Combinationen zulassen, und eine davon ist immer gleichartig mit den befruchtenden Pollenzellen. Demnach ist für alle derartigen Versuche die Möglichkeit vorhanden, dass schon aus der zweiten Befruchtung eine constante Form gewonnen wird, welche der Pollenpflanze gleichkommt. Ob dieselbe aber wirklich erhalten wird, hängt in jedem einzelnen Falle von der Zahl der Versuchspflanzen ab, sowie von der Anzahl der differirenden Merkmale, welche durch die Befruchtung vereinigt wurden. Nehmen wir z. B. an, die für den Versuch bestimmten Pflanzen wären in 3 Merkmalen verschieden und es sollte die Art ABC in die andere abc durch wiederholte Befruchtung mit dem Pollen derselben umgewandelt werden. Die aus der ersten Befruchtung hervorgehende Hybride bildet 8 verschiedene Arten von Keimzellen nämlich:

$$ABC, ABc, AbC, aBC, Abc, aBc, abC, abc.$$

Diese werden im zweiten Versuchsjahre abermals mit den Pollenzellen abc verbunden und man erhält die Reihe:

$$AaBbCc + AaBbc + AabCc + aBbCc + Aabc + aBbc + abCc + abc.$$

Da die Form abc in der 8gliedrigen Reihe einmal vorkommt, so ist es wenig wahrscheinlich, dass sie unter den Versuchspflanzen fehlen könnte, wenn diese auch nur in einer geringeren [46] Anzahl gezogen würden, und die Umwandlung wäre schon nach zweimaliger Befruchtung vollendet. Sollte sie zufällig nicht erhalten werden, so müsste die Befruchtung an einer der nächst verwandten Verbindungen $Aabc$, $aBbc$, $abCc$ wiederholt werden. Es wird ersichtlich, dass sich ein derartiges Experiment desto länger hinausziehen müsse, je kleiner die Anzahl der Versuchspflanzen und je grösser die Zahl der differirenden Merkmale an den beiden Stammarten ist, dass ferner bei den nämlichen Arten leicht eine Verschiebung um eine, selbst um zwei Generationen vorkommen könne, wie es Gärtner beobachtet hat. Die Umwandlung weit abstehender Arten kann immerhin erst im 5. oder 6. Versuchsjahre beendet sein, indem die Anzahl der verschiedenen Keimzellen, welche an der Hybride gebildet werden, mit den differirenden Merkmalen nach den Potenzen von 2 zunimmt.

Gärtner fand durch wiederholte Versuche, dass die wechselseitige Umwandlungsdauer für manche Arten verschieden ist, so dass öfter eine Art *A* in eine andere *B* um eine Generation früher verwandelt werden kann, als die Art *B* in die andere *A*. Er leitet daraus zugleich den Beweis ab, dass die Ansicht Kölreuter's doch nicht ganz stichhältig sei, nach welcher „die beiden Naturen bei den Bastarden einander das vollkommenste Gleichgewicht halten.“ Es scheint jedoch, dass Kölreuter diesen Tadel nicht verdient, dass vielmehr Gärtner dabei ein wichtiges Moment übersehen hat, auf welches er an einer anderen Stelle selbst aufmerksam macht, dass es nämlich „darauf ankommt, welches Individuum zur weiteren Umwandlung gewählt wird.“ Versuche, welche in dieser Beziehung mit zwei Pisum-Arten angestellt wurden, weisen darauf hin, dass es für die Auswahl der tauglichsten Individuen zu dem Zwecke der weiteren Befruchtung einen grossen Unterschied machen könne, welche von zwei Arten in die andere umgewandelt wird. Die beiden Versuchspflanzen waren in 5 Merkmalen verschieden, zugleich besass die Art *A* sämmtliche dominirende, die andere *B* sämmtliche recessive Merkmale. Für die wechselseitige Umwandlung wurde *A* mit dem Pollen von *B* und umgekehrt *B* mit [47]jenem von *A* befruchtet, dann dasselbe an den beiderlei Hybriden im nächsten Jahre wiederholt. Bei dem ersten Versuche $\frac{B}{A}$ waren im 3. Versuchsjahre für die Auswahl der Individuen zur weiteren Befruchtung 87 Pflanzen vorhanden, und zwar in den möglichen 32 Formen; für den zweiten Versuch $\frac{A}{B}$ wurden 73 Pflanzen erhalten, welche in ihrem Habitus durchgehends mit der Pollenpflanze übereinstimmten, jedoch ihrer inneren Beschaffenheit nach eben so verschieden sein mussten, wie die Formen des anderen Versuches. Eine berechnete Auswahl war daher blos bei dem ersten Versuche möglich, bei dem zweiten mussten auf den blossen Zufall hin, einige Pflanzen ausgeschieden werden. Von den letzteren wurde nur ein Theil der Blüthen mit dem Pollen von *A* befruchtet, der andere hingegen der Selbstbefruchtung überlassen. Unter je 5 Pflanzen, welche für die beiden Versuche zur Befruchtung verwendet waren, stimmten, wie der nächstjährige Anbau zeigte, mit der Pollenpflanze überein:

Erster Versuch	Zweiter Versuch	
2 Pflanzen	—	in allen Merkmalen
3 „	—	„ 4 „
—	2 Pflanzen	„ 3 „
—	2 „	„ 2 „
—	1 Pflanze	„ 1 Merkmal.

Für den ersten Versuch war damit die Umwandlung beendet, bei dem zweiten, der nicht weiter fortgesetzt wurde, hätte wahrscheinlich noch eine zweimalige Befruchtung stattfinden müssen.

Wenn auch der Fall nicht häufig vorkommen dürfte, dass die dominirenden Merkmale ausschliesslich der einen oder der anderen Stammpflanze angehören, so wird es doch immer einen Unterschied machen, welche von beiden die grössere Anzahl besitzt. Kommt die Mehrzahl der dominirenden Merkmale der Pollenpflanze zu, dann wird die Auswahl der Formen für die weitere Befruchtung einen geringeren Grad von Sicherheit gewähren, als in dem umgekehrten Falle; was eine Verzögerung in der Umwandlungsdauer zur Folge haben muss, vorausgesetzt, dass man den Versuch erst dann als [48] beendet ansieht, wenn eine Form erhalten wird, die nicht nur in ihrer Gestalt der Pollenpflanze gleichkommt, sondern auch wie diese in den Nachkommen constant bleibt.

Durch den Erfolg der Umwandlungs-Versuche wurde Gärtner bewogen, sich gegen die Meinung derjenigen Naturforscher zu kehren, welche die Stabilität der Pflanzenspecies bestreiten und eine stäte Fortbildung der Gewächsarten annehmen. Er[1]) sieht in der vollendeten Umwandlung einer Art in die andere den unzweideutigen Beweis, dass der Species feste Grenzen gesteckt sind, über welche hinaus sie sich nicht zu ändern vermag. Wenn auch dieser Ansicht eine bedingungslose Geltung nicht zuerkannt werden kann, so findet sich doch anderseits in den von Gärtner angestellten Versuchen eine beachtenswerthe Bestätigung der früher über die Veränderlichkeit der Culturpflanzen ausgesprochenen Vermuthung.

---

[1]) Im Erstdruck: Es.

Unter den Versuchsarten kommen cultivirte Gewächse vor, wie Aquilegia atropurpurea und canadensis, Dianthus Caryophyllus, chinensis und japonicus, Nicotiana rustica und paniculata, und auch diese hatten nach einer 4- bis 5maligen hybriden Verbindung nichts von ihrer Selbstständigkeit verloren.

Ueber

einige aus künstlicher Befruchtung gewonnenen Hieracium-Bastarde

von

G. Mendel.

(Mitgetheilt in der Sitzung vom 9. Juni 1869.)

Wiewohl ich schon mehrfache Befruchtungsversuche zwischen verschiedenen Arten aus dem Genus Hieracium vorgenommen habe, ist es mir bis jetzt doch nur gelungen, folgende 6 Bastarde und diese bloss in einem bis drei Exemplaren zu erhalten:

H. Auricula + H. aurantiacum*)
H. Auricula + H. Pilosella,
H. Auricula + H. pratense,
H. echioides**) + H. aurantiacum,
H. praealtum + H. flagellare Rchb.,
H. praealtum + H. aurantiacum.

Die Schwierigkeit, Bastarde in einer grösseren Anzahl zu gewinnen, liegt in dem Umstande, dass es bei der Kleinheit der Blüthen und dem eigenthümlichen Baue derselben nur selten gelingt, die Antheren aus der zu befruchtenden Blüthe zu entfernen, ohne dass der eigene Pollen auf die Narbe gelangt, oder der Griffel verletzt wird und abstirbt. Bekanntlich sind die Antheren in ein Röhrchen verwachsen,

---

*) Durch diese Bezeichnung wird angedeutet, dass der Bastard aus der Befruchtung des H. Auricula mit dem Pollen des H. aurantiacum erhalten wurde.

**) Diese Versuchspflanze ist nicht genau das typische H. echiodes. Sie scheint der Uebergangsreihe zu H. praealtum anzugehören, steht jedoch dem H. echioides näher, wesshalb sie auch den Formenkreis des letzteren eingestellt wurde.

welches den Griffel enge umschliesst. Sobald die Blüthe sich öffnet, tritt die Narbe schon mit Pollen überdeckt aus dem Röhrchen hervor. Um die Selbstbefruchtung zu verhüthen, muss desshalb das Antheren-Röhrchen noch vor dem Aufblühen entfernt und zu diesem Zwecke die Knospe mittelst einer feinen Nadel aufgeschlitzt werden. Wird diese Operation zu einer Zeit vorgenommen, wo der Pollen schon Befruchtungsfähigkeit erlangt hat, was zwei bis drei Tage vor dem Aufblühen der Fall ist, so gelingt es nur selten, die Selbstbefruchtung zu hindern, da es bei aller Aufmerksamkeit nicht leicht möglich ist, zu verhüthen, dass bei dem Aufschlitzen des Röhrchens einzelne Pollenkörner ausgestreut und der Narbe mitgetheilt werden. Keinen besseren Erfolg gewährte bis jetzt die Entfernung der Antheren in einem früheren Entwicklungsstadium. Vor dem Eintritte der Pollenreife sind nämlich die noch sehr zarten Griffel und Narben gegen Druck und Verletzungen äusserst empfindlich, und wenn sie auch nicht beschädigt wurden, welken und trocknen sie doch gewöhnlich nach kurzer Zeit ab, sobald sie ihrer schützenden Hüllen beraubt sind. Dem letzteren Uebelstande hoffe ich dadurch abzuhelfen, dass die Pflanze nach der Operation durch 2 bis 3 Tage der feuchten Atmosphäre des Warmhauses ausgesetzt wird. Ein Versuch, der vor Kurzem mit H. Auricula in dieser Weise angestellt wurde, lieferte ein gutes Resultat.

Um den Zweck anzudeuten, zu welchem die Befruchtungsversuche unternommen wurden, erlaube ich mir einige Bemerkungen über das Genus Hieracium vorauszuschicken. Dieses Genus besitzt einen so ausserordentlichen Reichthum an selbstständigen Formen, wie ihn kein anderes Pflanzengeschlecht aufweisen kann. Einzelne davon sind durch besondere Eigenthümlichkeiten ausgezeichnet und werden als Hauptformen oder Arten betrachtet, während alle übrigen sich als Mittelbildungen oder Uebergangsformen darstellen, durch welche die Hauptformen mit einander zusammenhängen. Die Schwierigkeit in der Gliederung und Abgrenzung dieser Formen hat die Aufmerksamkeit der Fachgelehrten immer in Anspruch genommen. Ueber keine andere Gattung ist so viel geschrieben, sind so viele und heftige Kämpfe geführt worden, ohne dass es bis jetzt zu einem Abschlusse gekommen wäre. Es ist vorauszusehen, dass eine Verständigung nicht zu erzielen sein wird, so lange nicht der Werth und die Bedeutung der Zwischen- oder Uebergangsformen erkannt ist.

Bezüglich der Frage, ob und in welchem Umfange die Bastardbildung an dem Formenreichthum des genannten Geschlechtes Antheil nimmt, begegnen wir unter den ersten Pflanzenkennern sehr abweichen-

den, sogar völlig widersprechenden Ansichten. Während einige derselben einen weit reichenden Einfluss zugestehen, wollen andere, z. B. Fries, bei Hieracien von Bastarden überhaupt nichts wissen. Noch andere nehmen eine vermittelnde Stellung ein und geben zu, dass Bastarde unter den wildwachsenden Arten nicht selten gebildet werden, behaupten jedoch, dass denselben eine wichtigere Bedeutung aus dem Grunde nicht beizumessen sei, weil sie immer nur von kurzem Bestande sind. Die Ursache davon liege theils in der geringen Fruchtbarkeit oder gänzlichen Sterilität derselben, theils aber in der durch Versuche erwiesenen Erfahrung, dass bei Bastarden die Selbstbefruchtung immer ausgeschlossen werde, wenn der Pollen der Stammarten auf die Narben derselben gelangt. Es sei demnach undenkbar, dass Hieracien-Bastarde sich in der Nähe ihrer Stammeltern zu vollkommen fruchtbaren und constanten Formen herausbilden und behaupten könnten.

Die Frage über den Ursprung der zahlreichen constanten Zwischenformen hat in neuester Zeit nicht wenig an Interesse gewonnen, seitdem ein berühmter Hieracien-Kenner im Geiste der Darwin'schen Lehre die Ansicht vertritt, dass dieselben aus der Transmutation untergegangener oder noch bestehender Arten herzuleiten seien.

Es liegt in der Natur der Sache, um die es sich hier handelt, dass eine genaue Kenntniss der Bastarde in Bezug auf ihre Gestalt und Fruchtbarkeit, sowie auf das Verhalten ihrer Nachkommen durch mehrere Generationen unerlässlich ist, wenn man es unternehmen will, den Einfluss zu beurtheilen, den möglicherweise die Bastardbildung auf die Mannigfaltigkeit der Zwischenformen bei Hieracium ausübt. Das Verhalten der Hieracium-Bastarde in dem angedeuteten Umfange muss nothwendig durch Versuche ermittelt werden, da wir eine abgeschlossene Theorie der Bastardbildung nicht besitzen, und es zu irrigen Anschauungen führen könnte, wenn man die aus der Beobachtung einiger anderer Bastarde abgeleiteten Regeln schon für Gesetze der Bastardbildung ansehen und ohne weitere Kritik auf Hieracium ausdehnen wollte. Gelingt es auf dem Wege des Experimentes eine genügende Einsicht in die Bastardbildung der Hieracien zu erlangen, dann wird mit Zuhilfenahme der Erfahrungen, welche über die Vegetationsverhältnisse der verschiedenen wild wachsenden Formen gesammelt wurden, ein competentes Urtheil in dieser Frage möglich werden.

Damit ist zugleich der Zweck ausgesprochen, den die in Rede stehenden Versuche anstreben. Ich erlaube mir nun mit Berücksichtigung dieses Zweckes die bisherigen noch sehr geringen Ergebnisse kurz zusammen zu fassen

1. Bezüglich der Gestalt der Bastarde haben wir die auffallende Erscheinung zu registriren, dass die bis jetzt aus gleicher Befruchtung erhaltenen Formen nicht identisch sind. Die Bastarde H. praealtum + H. aurantiacum und H. Auricula + H. aurantiacum sind durch je zwei, H. Auricula + H. pratense ist durch drei Exemplare vertreten, während von den übrigen bisher nur je eines erhalten wurde. Wenn wir die einzelnen Merkmale dieser Bastarde mit den correspondirenden Charakteren der beiden Stammeltern vergleichen, so finden wir, dass dieselben theils Mittelbildungen darstellen, theils aber dem einen der beiden Stammmerkmale so nahe stehen, dass das andere weit zurücktritt oder fast der Beobachtung entschwindet. So z. B. sehen wir an der einen der beiden Formen von H. Auricula + H. aurantiacum rein gelbe Scheibenblüthen, nur die Ligeln der Randblümchen sind an der Aussenseite kaum merklich roth angehaucht; bei der anderen hingegen kommt die Blüthenfarbe jener des H. aurantiacum sehr nahe, nur gegen die Mitte der Scheibe hin geht das Orangeroth in ein sattes Goldgelb über. Dieser Unterschied ist beachtenswerth, da die Blüthenfarbe bei Hieracien die Geltung eines constanten Merkmales besitzt. Andere ähnliche Fälle finden sich an den Blättern, Blüthenständen u. s. w.

Vergleicht man die Bastarde mit den Stammeltern nach der Gesammtheit ihrer Merkmale, dann stellen die beiden Formen des H. praealtum + H. aurantiacum nahezu Mittelformen dar, die jedoch in einzelnen Merkmalen nicht übereinstimmen. Dagegen sehen wir bei H. Auricula + H. aurantiacum und H. Auricula + H. pratense die Formen weit auseinandergehen, so zwar, dass eine davon sich der einen, die andere der zweiten Stammpflanze nahe stellt, während bei dem zuletzt genannten Bastarde noch eine dritte vorhanden ist, welche zwischen beiden fast die Mitte hält.

Es drängt sich von selbst die Vermuthung auf, dass wir hier nur einzelne Glieder aus noch unbekannten Reihen vor uns haben, welche durch die unmittelbare Einwirkung des Pollens der einen Art auf die Keimzellen einer anderen gebildet werden.

2. Die besprochenen Bastarde bilden, mit Ausnahme eines einzigen, keimfähige Samen. Als vollkommen fruchtbar ist zu bezeichnen: H. echioides + H. aurantiacum, als fruchtbar H. praealtum + H. flagellare, als theilweise fruchtbar H. praealtum + aurantiacum und H. Auricula + H. pratense, als wenig fruchtbar H. Auricula + H. Pilosella, als unfruchtbar H. Auricula + H. aurantiacum. Von den beiden Formen des zuletzt genannten Bastardes war die roth blühende ganz steril, von der gelb blühenden wurde ein einziger gut ausgebildeter

Same erhalten. Ferner kann nicht unerwähnt bleiben, dass unter den Sämlingen des theilweise fruchtbaren Bastardes H. praealtum + H. aurantiacum eine Pflanze die vollkommene Fruchtbarkeit erlangt hat.

3.[1]) Die aus Selbstbefruchtung hervorgegangenen Nachkommen der Bastarde haben bis jetzt nicht variirt, sie stimmen in ihren Merkmalen unter einander und mit der Bastardpflanze, von welcher sie abstammen, überein. Von H. praealtum + H. flagellare sind bis jetzt zwei Generationen, von H. echioides + H. aurantiacum, H. praealtum + H. aurantiacum, H. Auricula + H. Pilosella je eine Generation in 14 bis 112 Exemplaren zur Blüthe gelangt.

4. Es ist die Thatsache zu constatiren, dass bei dem vollkommen fruchtbaren Bastarde H. echioides + H. aurantiacum der Pollen der Stammeltern nicht im Stande war, die Selbstbefruchtung zu hindern, obwohl derselbe den Narben, während sie beim Aufblühen der Antherenröhrchen hervortraten, in grosser Menge mitgetheilt wurde.

Aus zwei auf diese Weise behandelten Blüthenköpfchen wurden durchaus mit der Bastardpflanze übereinstimmende Sämlinge erhalten. Ein ganz ähnlicher Versuch, der schon im heurigen Sommer an dem theilweise fruchtbaren Bastarde H. praealtum + H. aurantiacum vorgenommen wurde, hat zu dem Ergebnisse geführt, dass jene Blüthenköpfchen, an welchen die Narben mit dem Pollen der Stammeltern oder anderer Arten belegt wurden, eine merklich grössere Anzahl guter Samen entwickelten, als jene, welche der Selbstbefruchtung überlassen blieben. Die Erklärung dieser Erscheinung dürfte bei dem Umstande, dass ein grosser Theil der Pollenkörner des Bastardes unter dem Mikroskope eine mangelhafte Ausbildung zeigt, wohl nur darin zu suchen sein, dass bei dem natürlichen Verlaufe der Selbstbefruchtung ein Theil der conceptionsfähigen Eichen wegen schlechter Beschaffenheit des eigenen Pollens nicht befruchtet wird.

Auch bei wild wachsenden ganz fruchtbaren Arten kommt es nicht selten vor, dass in einzelnen Blüthenköpfchen die Pollenbildung fehlschlägt und in mancher Anthere auch nicht ein einziges gutes Körnchen entwickelt wird. Wenn in solchen Fällen dennoch Samen gebildet werden, so muss die Befruchtung durch fremde Pollen erfolgt sein. Dabei können leicht Bastarde entstehen, indem mancherlei Insecten, namentlich geschäftige Hymenopteren, die Hieracium-Blüthen mit grosser Vorliebe besuchen und sicherlich dafür Sorge tragen, dass der an ihrem haarigen Körper leicht anhängende Pollen benachbarter Pflanzen auf die Narben gelangt.

[1]) Die Zahl 3 fehlt im Erstdruck.

Aus dem Wenigen, das ich hier mittheilen kann, wird ersichtlich, dass die Arbeit noch kaum über ihre ersten Anfänge hinausreicht. Ich musste wohl Bedenken tragen, an diesem Orte eben erst begonnene Versuche zu besprechen. Nur die Ueberzeugung, dass die Durchführung der projectirten Experimente noch eine Reihe von Jahren in Anspruch nehmen müsse, und die Ungewissheit, ob es mir vergönnt sein wird, dieselben zu Ende zu führen, konnten mich zu der heutigen Mittheilung bestimmen. Durch die Güte des Herrn Directors Dr. Nägeli in München, welcher mir fehlende Arten, namentlich aus den Alpen freundlichst zugesendet hat, bin ich nun in den Stand gesetzt, eine grössere Anzahl von Formen in den Kreis der Versuche zu ziehen, und darf hoffen, schon im kommenden Jahre Einiges zur Ergänzung und Sicherstellung der heutigen Angaben nachholen zu können.

Wenn wir schliesslich die besprochenen, allerdings noch sehr unsicheren, Resultate mit jenen vergleichen, welche aus Kreuzungen zwischen verschiedenen Pisum-Formen erhalten wurden, und welche ich im Jahre 1865 hier mitzutheilen die Ehre hatte *), so begegnen wir einer sehr wesentlichen Verschiedenheit. Bei Pisum haben die Bastarde, welche unmittelbar aus der Kreuzung zweier Formen gewonnen werden, in allen Fällen den gleichen Typus, ihre Nachkommen dagegen sind veränderlich und variiren nach einem bestimmten Gesetze. Bei Hieracium scheint sich nach den bisherigen Versuchen das gerade Gegentheil davon herausstellen zu wollen. Schon bei Besprechung der Pisum-Versuche wurde darauf hingewiesen, dass es auch Bastarde gibt, deren Nachkommen nicht variiren, dass z. B. nach Wichura die Bastarde von Salix sich unverändert wie reine Arten fortpflanzen. Wir hätten demnach bei Hieracium einen analogen Fall. Ob man bei diesem Umstande die Vermuthung aussprechen dürfe, dass die Polymorphie der Gattungen Salix und Hieracium mit dem eigentlichen Verhalten ihrer Bastarde in Zusammenhang stehe, das ist bis jetzt noch eine Frage, die sich wohl anregen, nicht aber beantworten lässt.

---

*) Verhandlungen des naturfoschenden Vereines in Brünn, IV. Band, Abhandlungen p. 3.

Die Windhose vom 13. October 1870

von

Gregor Mendel,

vorgetragen in der Sitzung am 9. November 1870.

Am 13. des vorigen Monates hatten wir in Brünn Gelegenheit, die sehr seltene Erscheinung einer Windhose oder Trombe zu beobachten und uns zugleich von den Verwüstungen zu überzeugen, welche dieses äusserst bösartige Meteor anzurichten im Stande ist. So imposant sich das vorüber sausende Schauspiel in einiger Entfernung ausnehmen mag, so ungemüthlich und gefährlich gestaltet sich dasselbe für alle, die damit in unmittelbare Berührung kommen. Das letztere kann ich aus eigener Erfahrung bestätigen, da die Windhose vom 13. Oktober über meine Wohnung in der Stifts-Prälatur in Altbrünn wegzog, und ich es wohl nur einem glücklichen Zufalle zu danken habe, dass ich mit dem blossen Schrecken davon kam.

Es war an dem genannten Tage einige Minuten vor 2 Uhr Nachmittags, als plötzlich die Luft so sehr verdunkelt wurde, dass nur ein mattes Dämmerlicht übrig blieb. Gleichzeitig wurde das Gebäude in allen Theilen heftig erschüttert und in Schwingungen versetzt, so dass eingeklinkte Thüren aufsprangen, schwere Einrichtungsstücke verschoben wurden und der Anwurf stellenweis von Decken und Wänden fiel. Dazu gesellte sich ein ganz unbeschreibliches Getöse, eine wahrhaft infernalische Symphonie, begleitet von dem Geklirre der Fensterscheiben, dem Gepolter von Dachziegeln und Schieferplatten, welche durch die zerschmetterten Fenster zum Theile bis an die gegenüberliegenden Zimmerwände geschleudert wurden.

In solcher Weise überrumpelt und betäubt, konnte auch der Muthigste eines peinlichen Eindruckes sich nicht erwehren. Zum Glücke war das Höllenspektakel nach wenigen Augenblicken zu Ende. Ich schätze die Dauer auf 4 oder höchstens 5 Sekunden, und bemerke dabei, dass die Windhose, wie es sich nachträglich herausstellte, in ihrer grössten

Ausdehnung über meinen Beobachtungsort weggezogen war. [Leute, die] [1]) sich mit mir in gleicher Lage befanden, haben die Dauer nur auf wenige Augenblicke bemessen.

Sobald der Staub sich etwas verzogen hatte, liess mich ein Blick durch das Fenster den Feind bald entdecken; es war eine Windhose von derselben Gestalt, wie ich sie aus Abbildungen und Beschreibungen kannte. Als ich sie zuerst erblickte, eilte sie mit grosser Geschwindigkeit an der Südseite des Spielberges über die Gärten der Bäckergasse hin, übersetzte dieselbe in der Richtung gegen den Franzensberg und zog dann an dessen Abhängen weiter. Der unterste Theil des Phänomens wurde mir bald durch die Peterskirche verdeckt. Aus dem Umstande jedoch, dass der sichtbare Theil desselben hier scheinbar stehen blieb, während er schnell gegen den Horizont herabsank und etwas links von der Kirche verschwand, konnte ich schliessen, dass meine Visirlinie mit der Richtungslinie des Meteors zusammen fiel und letzteres in östlicher Richtung gegen den südlichen Theil des Nordbahnhofes seinen Lauf nahm; was auch nachträglich durch die angerichteten Verwüstungen bestätigt wurde. Von Czernowitz aus sah man dasselbe von der Stadt her gegen die Kaiserstrasse am Lateiner Berge ziehn. Hier kamen noch Beschädigungen an den Strassenbäumen vor, weiter jedoch lässt sich dasselbe nach dieser Seite hin nicht verfolgen. Die Meldung hiesiger Zeitungen, dass das Meteor noch in Raussnitz Schaden angerichtet habe, hat sich in Folge brieflicher Nachrichten als irrig erwiesen. Raussnitz, Austerlitz und die weiter östlich gelegenen Orte hatten erst in der 5. Nachmittagsstunde Gewitter mit Sturm und wolkenbruchartigem Regen.

In westlicher Richtung von der Stadt sind Beschädigungen, wie sie Tromben anzurichten pflegen, zuerst am Abhange des Berges zwischen den Villen am Schreibwalde und der Steinmühle, nahe am Schwarzawa-Flusse nachweisbar. Von hier aus lässt sich ihr Gang quer über den Fluss und Mühlgraben, so wie durch die Weingärten am südlichen Abhange des gelben Berges verfolgen. Nachdem sie denselben bis nahe an die Kante erstiegen hatte, zog sie hinter den Gärten der Schreibwaldstrasse hin, und stürzte von dort über das Altbrünner Bräuhaus hinweg auf das Stiftsgebäude herab, von wo sie ihren Weg weiter gegen den Spielberg nahm.

Ihr Lauf war demnach von West gegen Ost gerichtet, mit einer geringen Abweichung gegen Nordost. Nur auf der kurzen Strecke vom Spielberge bis zum Franzensberg machte sie eine Ausnahme, da ihre Richtung hier eine südöstliche war. Diese Ablenkung wurde wahrschein-

[1]) Fehlt im Erstdruck; ergänzt vom Herausgeber.

lich durch eine Zurückwerfung der an den Spielberg schief anprallenden elastischen Luftmasse hervorgerufen. Vom Franzensberge aus ging sie wieder in ihre frühere östliche Richtung zurück. Nach den Zerstörungs-Spuren, welche ihren Weg kennzeichnen, ist dieselbe kurz vor ihrem Eintritte in das Stadtgebiet entstanden und bald nach ihrem Austritte verschwunden, nachdem sie etwa eine Meile durchlaufen hatte.

Der Himmel war um diese Zeit zum grössten Theile, besonders gegen Westen hin, mit einer leichten lichtgrauen Wolkendecke überzogen. Von diesem lichten Hintergrunde hob sich die gewaltige Tromben-Säule in scharfen Umrissen ab. Sie bestand aus zwei riesigen Kegeln, von denen der obere mit seiner Spitze nach abwärts gekehrt war und an einer isolirten rundlichen Haufenwolke von geringer Ausdehnung zu hängen schien, in welcher sich eine grosse Unruhe, ein heftiges Hin- und Herwogen bemerkbar machte. Der untere Kegel hatte seine Basis auf der Erde, und erhob sich in senkrechter Richtung, bis die stumpfen Spitzen beider zusammentrafen. Der obere Kegel, so wie die seine Basis umgebende Wolke waren von tief dunkler fast schwarzer Färbung und nicht unähnlich einer Rauchsäule, wie man sie bisweilen aus den Schornsteinen unserer Fabriken bei völlig ruhiger und feuchter Luft aufsteigen und sich nach aufwärts hin regelmässig erweitern sieht. Der untere besass eine graubraune Färbung, welche von der Spitze nach abwärts merklich dunkler wurde. Eine Drehung der Säule um ihre vertikale Axe war deutlich wahrzunehmen.

Die Wolke an der Basis des oberen Kegels sah man nach kurzen Intervallen immer wieder in elektrischem Lichte erglühen. Ein Gymnasialschüler berichtet, er habe einen Blitz aus dem oberen Kegel in den unteren fahren gesehen und den Donner gehört. Beides war meiner Wahrnehmung entgangen.

Der Schaden, den die Trombe angerichtet hat, ist sehr bedeutend. Zahlreiche Bäume wurden entwurzelt, gebrochen oder abgedreht, Dächer ganz oder zum Theile abgedeckt, Rauchfänge und Feuermauern in grosser Anzahl beschädigt oder demolirt und viele Tausende von Fensterscheiben zertrümmert. Ein Strich, von etwa 3 Klaftern Breite, hat am meisten gelitten und lässt sich auf dem Wege, den die Trombe nahm, gut verfolgen. Bewegliche Gegenstände, welche sich in demselben befanden, wurden mit unwiderstehlicher Gewalt in die Höhe gerissen, herumgewirbelt und mit grosser Kraft nach der Richtung der Rotations-Tangenten umhergeschleudert. Daraus erklärt sich die so bedeutende Verwüstung an Fensterscheiben. Auch Spiegel und andere Einrichtungsstücke wurden in

den Wohnungon von Dachziegeln, Schiefern und Holzstücken zerstört oder beschädigt, von denen manche fast horizontal durch die Fenster flogen. Der Maueranwurf ist stellenweise durch die in ungeheuerer Anzahl geschleuderten Wurfgeschosse so übel mitgenommen, dass die Wände wie geschunden aussehen.

In der Altbrünner Stiftskirche zählte man bei 1300 zertrümmerte Scheiben und im Stiftsgebäude nicht viel weniger. Die Wirkungen dieser Luft-Mitrailleuse waren hier wirklich Grauen erregend. In dem erwähnten 3 Klafter breiten Streifen, welcher sich über meine Wohnung hinzieht, blieb auch nicht ein Ziegel am Dache, sämmtliche Latten wurden losgerissen und weggeführt und selbst das Gebälke beschädigt. Von einem daselbst befindlichen Rauchfange wurde der obere 9 Schuh lange und viele Centner wiegende Theil abgerissen, in die Höhe gewirbelt und in einiger Entfernung fallen gelassen. Leere Fässer, Balken, Bretter u. s. w. wurden wie leichte Strohhalme durch die Luft geführt.

Im Ganzen haben die Anhöhen weniger gelitten als die Thäler und hier am meisten jene Gebäude, auf welche die Trombe von den Anhöhen herabgestürzt kam, wie das Stiftsgebäude und ein Theil des Bahnhofes. In den östlich gelegenen Vorstädten erwiesen sich die Beschädigungen schon um vieles geringer und waren kaum stärker, als wie sie gewöhnliche Stürme anzurichten pflegen.

Die Breite der Bahn, welche die Trombe einnahm, lässt sich aus den angerichteten Zerstörungen ziemlich gut bestimmen. Es ergibt sich dabei die interessante Wahrnehmung, dass ihre Wegbreite, oder was dasselbe ist, ihr Durchmesser in beständiger Zunahme begriffen war. Am Mühlgraben beim Schreibwalde, etwa 50 Klafter von der Stelle entfernt, wo sie die ersten Spuren zurückliess, lässt sich derselbe leicht bestimmen, da hier die Trombe quer durch die längs der beiden Ufer stehenden Baumreihen ging. Die Länge des Durchmessers betrug hier nicht ganz 90 Klafter. Am Altbrünner Stiftsgebäude war derselbe schon auf etwas über 100 und beim Bahnhofe auf etwa 110 bis 115 Klafter angewachsen. Weiterhin war eine Messung nicht mehr möglich, da die Beschädigungen keine ausreichenden Anhaltspunkte ergaben. Der oben erwähnte gefährliche Strich von etwa 3 Klaftern Breite liegt genau in der Mitte der Bahn.

Die Geschwindigkeit ihrer fortschreitenden Bewegung lässt sich für das Stiftsgebäude, über welches sie in ihrer grössten Ausdehnung wegzog, annähernd bestimmen. Da hier der Durchmesser derselben 100 Klafter betrug und ihre Dauer auf 4 oder höchstens auf 5 Sekunden

geschätzt werden kann, ergibt sich daraus ein Weg von 20 bis 25 Klafter für die Sekunde, oder von 18 bis 22 Meilen für die Stunde, demnach eine Geschwindigkeit, die fast dreimal so gross ist, als die Geschwindigkeit auf unseren Eisenbahnen und als jene unserer heftigsten Stürme.

Ich möchte es jedoch bezweifeln, dass die Trombe auch auf anderen Stellen ihrer Bahn eine gleich grosse Geschwindigkeit besass, und vermuthe vielmehr, dass sie eine so enorme Steigerung hier nur durch den Sturz vom gelben Berge erlangt hat. Ihr Lauf war allerdings, so lange ich sie mit dem Auge verfolgen konnte, ein ausserordentlich schneller.

Für die Bestimmung der Geschwindigkeit ihrer rotirenden Bewegung fehlt mir ein verlässlicher Anhalt. In dem sichtbaren Theile war diese jedenfalls nicht bedeutend, da man die in den unteren Kegel hineingerissenen Gegenstände in sehr gestreckten Spiralen aufsteigen sah. Sehr deutlich liess sich das an den bald licht bald dunkel gefärbten Staubmassen erkennen, die bis zur Spitze hinaufgezogen wurden. Gegen die Peripherie hin muss dieselbe gleichfalls sehr gross gewesen sein, da die hinaufgewirbelten Gegenstände mit grosser Kraft weggeschleudert wurden. Aus einem später zu erörternden Umstande halte ich die Drehgeschwindigkeit für kleiner als die fortschreitende und möchte sie für die peripherischen Theile auf etwa 10 bis 14 Klafter schätzen.

Mit Sicherheit lässt sich dagegen die Richtung angeben, nach welcher die Drehung der Trombe vor sich ging. Sie erfolgte in derselben Richtung, in welcher sich der Zeiger einer liegenden Uhr bewegt, also von Ost über Süd nach West. Unsere Trombe machte demnach eine Ausnahme von dem Gesetze, welches die neuere Meteorologie für Drehstürme auf der nördlichen Halbkugel überhaupt aufgestellt hat, nach welchem die Drehung stets entgegengesetzt der Bewegung eines Uhrzeigers erfolgen soll, wie das bei den Tifoons und Hurrikans beobachtet wird.

Eine Irrung halte ich rücksichtlich unserer Trombe kaum für möglich. Als ich sie in einer Entfernung von 150 Klaftern zuerst erblickte, liess sich die Drehungsrichtung ganz genau und leicht erkennen, auch konnte dieselbe noch in dem weiteren Verlaufe beobachtet werden.

Ferner wurden sämmtliche durch die gegen Osten gerichteten Fenster meiner Wohnung geschleuderten Gegenstände aus SSO., SO. und OSO. geworfen, ein Dachziegel flog sogar über meinen Schreibtisch hinweg durch die offene Thür in das anstossende gegen Norden gelegene Zim-

mer. Da die Wurfgeschosse sämmtlich durch Doppelfenster gingen, liess sich auch durch die Lage der Oeffnungen in den äusseren und inneren Scheiben gegen einander, die Richtung erkennen, aus der sie gekommen waren. Eine lokale Störung in der Wurfrichtung kann hier auch nicht leicht angenommen werden, da sich vor meinen Fenstern ein geräumiger 37 Klafter breiter freier Platz befindet. Nach dem aufgestellten Drehungsgesetze hätte der Wurf aus NNO., NO. und ONO. kommen müssen.

Ein weiterer, und wie ich glaube, sehr wichtiger Beweis für die Uebertretung des Drehgesetzes von Seite unserer Trombe liegt in der Thatsache, dass die nördliche Hälfte derselben die bei weitem schädichere und gefährlichere war. Es musste demnach auf der nördlichen Seite die fortschreitende und drehende Bewegung in gleichem Sinne erfolgt sein, so dass sich ihre beiderseitigen Einwirkungen summiren konnten, während auf der Südseite das gerade Gegentheil stattfand. Auf dem ganzen Wege vom Schreibwalde bis zum Bahnhofe lässt sich diese Thatsache noch heute nachweisen und an den oben erwähnten Baumreihen am Schwarzawa-Mühlgraben wird sie noch nach Jahren ersichtlich sein. Während sich hier auf der Südseite in einer Ausdehnung von etwas über 40 Klafter die Beschädigungen meist auf die Aeste beschränkten und nur drei Bäume umgeworfen wurden, war die Niederlage auf der nördlichen Seite eine fast allgemeine. Ein Theil der Baumstämme wurde hier förmlich abgedreht, und auch die Torsionsrichtung war in allen Fällen nach der Richtung von Ost über Süd nach West ausgesprochen.

Aus dem Umstande, dass die auf der Südseite umgeworfenen Bäume ebenfalls mit ihren Wipfeln gegen Osten hin gerichtet lagen, liesse sich folgern, dass die Geschwindigkeit der fortschreitenden Bewegung bedeutend grösser war, als jene der rotirenden, und diese etwa um eine Sturmesstärke übertroffen hat. Auf dieser Seite waren nämlich ihre Einwirkungen einander entgegengesetzt und es blieb dennoch der fortschreitenden Bewegung, nach Paralysierung der rotirenden, ein Ueberschuss an Intensität, der gross genug war, um Bäume zu entwurzeln, die bisher manchem Sturme widerstanden hatten.

Eine Bestimmung der vertikalen Ausdehnung des Phänomens kann nicht leicht gegeben werden, da die Winkelabschätzung sehr unsicher blieb. Es lässt sich nur annäherungsweise aussprechen, dass der untere Kegel eine Höhe von beiläufig 120, der obere etwa von 160 Klaftern besass. Thatsache ist es, dass Körper, die bei geringer Masse grössere

Flächen darboten, wie Blätter von Dachpappe, Schindeln u. s. w., die in Altbrünn hinaufgewirbelt wurden, über dem Spielberge herumschwärmten.

Nicht minder schwierig war es, die Durchmesser der Kegel zu ihrer Basis abzuschätzen, da der untere wegen grossen Staubmassen, die aus demselben geschleudert wurden, bis zu einer Höhe von 5 bis 6 Klaftern nicht deutlich zu sehen war, und die Basis des oberen in ähnlicher Weise von einer stürmisch bewegten Wolke eingehüllt wurde. Der Durchmesser des unteren dürfte an der Basis 6 bis 8 Klafter, jener des oberen vielleicht um die Hälfte mehr gemessen haben.

Ueber die meteorologischen Erscheinungen, welche der Trombe vorangingen, dieselben begleiteten und vielleicht auch auf die Entstehung derselben Einfluss nahmen, lässt sich folgendes anführen: Um 9 Uhr Morgens an dem genannten Tage konnte man einen doppelten Wolkenzug erkennen, von S. und von WNW. Aus beiden Himmelsgegenden zogen kleinere Haufenwolken ziemlich schnell über den Zenith; die aus WNW. kommenden gingen höher und, wenn ich mich recht erinnere, noch geschwinder, als jene aus S. Es zog demnach ein Luftstrom aus WNW. über einen tiefer gehenden Süd-Strom hinweg. Sonst war der Himmel etwas neblig und am weetlichen Horizonte mit einer leichten grauen Wolkenschichte bedeckt. Die Strömung der Luft in den untersten Schichten war so schwach, dass sich ihre Richtung nicht mit Bestimmtheit angeben liess. In Prag wehte an demselben Morgen ein schwacher SW., in Wien und Krakau war es windstill.

Um 12 Uhr Mittags hatte sich die erwähnte leichte Wolkendecke von Westen her schon über den grösseren Theil des Himmels ausgebreitet. Der zweifache Wolkenzug war noch deutlich wahrzunehmen, bei dem unteren hatte jedoch eine Drehung von S. nach SSW. stattgefunden. Aus WNW. stiegen nun dunkle stark geballte Haufenwolken empor, während die aus SSW. kommenden Wölkchen von aschgrauer Färbung waren. Der Luftzug in den untersten Schichten war gleichfalls aus SSW. gerichtet (SSW.$_{2-3}$), der Luftdruck, seit dem vorhergehenden Tage in schneller Abnahme, stand 5 pariser Linien unter dem Mittel; die Temperatur hatte 13.1° R. erreicht.

Von 12 Uhr bis zum Eintreffen der Trombe fehlen die Beobachtungen. Nur so viel lässt sich angeben, dass gegen 1 Uhr ein Gewitter nördlich an der Stadt vorüberzog und wiederholt sich einzelne Windstösse bemerkbar machten.

Drei Viertelstunden später kam die Trombe. Derselben ging während einiger Sekunden eine schnell an Heftigkeit zunehmende Strömung (aus W.?) voraus, begleitet von einzelnen grossen Regentropfen und Hagelstücken. Letztere wurden auch während des Durchganges der Trombe geworfen und ziemlich weit über ihre Bahn hinauszerstreut, da man sie auch in der Nähe des Barmherigen-Spitales und am Krautmarkte beobachtet hat.

Nachdem die Trombe vorüber war, brauchte die Luft einige Zeit, um zur Ruhe zu kommen. Ihre Strömung erfolgte dann, wie um 12 Uhr, aus SSW., auch war ihre Stärke durchschnittlich dieselbe geblieben. Der doppelte Wolkenzug hatte keine Aenderung erfahren, nur zogen die aus SSW. kommenden Wölkchen sehr niedrig und schnell und waren von grauweisser Nebelfarbe. Auch der Luftdruck war noch in Abnahme begriffen. Die Temperatur kann nicht mit Sicherheit angegeben werden, da das Psychrometer unbrauchbar wurde und von dem Fensterthermometer die Glashülle abgeschlagen war, jedoch ohne Verletzung der Quecksilberröhre und Skala. Bei diesem Thermometer konnte es leicht geschehen sein, dass die Röhre von einem Regentropfen befeuchtet und dadurch eine Depression des Quecksilbers bewirkt wurde; denn es war die Temperatur desselben nach dem Abzuge der Trombe auf + 11.5° R. gesunken. Oder sollte vielleicht durch den Einfluss der Trombe eine lokale Abkühlung der Luft bewirkt worden sein? Die Temperatur stieg darauf ziemlich schnell und hatte um 3 Uhr + 15.2° erreicht.

In dem Gange der wichtigsten meteorologischen Elemente war demnach durch die Trombe eine anhaltende Aenderung nicht bewirkt worden, wiewohl kurz dauernde Störungen vorkamen, die beim Luftdrucke ganz ausserordentlich gross gewesen sein mussten. Eine durchgreifende Aenderung erfolgte erst 2 Stunden später während eines heftigen Gewitters, welches mit tief gehenden Wolken, Gussregen und sturmartigem Winde, von Westen kommend, über unsere Stadt wegzog. Nach dem Gewitter blieb der Himmel mit schiefergrauen geschichteten Haufenwolken bedeckt, die ihre Richtung ausschliesslich aus W. und später aus WNW. nahmen; auch der Wind wehte mit ziemlicher Stärke aus denselben Richtungen. Der SSW. war verschwunden und an seine Stelle der WNW.-Strom herabgestiegen. Die Luft hatte sich merklich abgekühlt, das Barometer zeigte anfänglich ein langsames, später ein schnelleres Steigen des Luftdruckes an. Die Wetterkrise war vorüber.

In den späten Abendstunden kam etwas Regen und Wetterleuchten am fernen nordöstlichen Horizonte. Der nächste Tag war sehr windig

und regnerisch; Wolken und Luftzug kam aus NW. Wien, Prag und Krakau hatten dieselbe Witterung, jedoch mit Luftzug aus W.

Es möge hier die Bemerkung Platz finden, dass sich für den Brünner Horizont eine beträchtliche Ablenkung der Südwest- und West-Strömungen gegen Nordwest hin herausstellt, die wohl einen Oktanten betragen dürfte, und zweifellos durch die Configuration der Gebirge veranlasst wird. Von der Jahressumme der beobachteten Windrichtungen entfallen für Wien, Prag und Krakau auf Südwest und West durchschnittlich 40 bis 50 Procent, für Brünn hingegen nach einem 22jährigen Mittel nur 13 Procent. Dagegen übertrifft hier die Zahl der beobachteten Nordwestwinde jene für die genannten drei Städte fast um das Doppelte. Es ist wahrscheinlich, dass sich diese Ablenkung bis zu einer beträchtlichen Höhe erstreckt.

Damit schliesst mein Bericht über den Verlauf des seltenen Natur-Ereignisses, welches sich am 13. Oktober unserer Beobachtung darbot, und sammt dem grossartigen Nordlichte vom 25. desselben Monates uns noch lange in Erinnerung bleiben wird. Ich war bemüht, möglichst viele Mittheilungen von Augenzeugen zu sammeln, um meine eigenen Beobachtungen ergänzen und sicherstellen zu können. Von den erhaltenen Referaten will ich nur eines in Kürze hervorheben, weil mir dasselbe, namentlich wegen einer mehr als naiven Auffassung und Darstellung nicht ohne Interesse zu sein scheint. Mein Berichterstatter (*gen. fem.*) gehörte einer kleinen Gesellschaft an, welche zur Lese in einen Weingarten geladen war, der am südlichen Abhange des gelben Berges gegenüber der Pferdebahn-Station liegt. (Ich will vorausschicken, dass die Mitglieder dieser Gesellschaft niemals Gelegenheit fanden, sich mit physikalischen oder meteorologischen Studien zu befassen). Ihre Aufmerksamkeit wurde durch ein plötzlich entstandenes heftiges Brausen und Prasseln auf eine Stelle am Fusse des jenseits des Flusses gelegenen Berges hingelenkt, wo sie eine bis an die Wolken reichende feurig beleuchtete Säule erblickten, die wie eine mächtige Rauchsäule aussah. Sie vermutheten, dass ein Waldbrand ausgebrochen sei und glaubten ihrer Sache um so sicherer zu sein, als sie bald darauf an den Ufern der Schwarzawa und des Mühlgrabens Wasserstrahlen hoch aufsteigen sahen, welche ihrer Ansicht nach nur aus Feuerspritzen kommen konnten, die zur Bewältigung des Brandes herbeigeeilt waren. Als man aber mit Schrecken wahrnahm, dass die vermeintliche Rauchsäule den Mühlgraben überschritten hatte und mit immer heftigerem Getöse auf die Weingärten losging, glaubte man darin den leibhaftigen Gottseibeiuns

zu erkennen und verkroch sich schnell in eine nahe Wächterhütte. Doch der Gefürchtete wusste sie auch in diesem Verstecke zu finden; denn einige Augenblicke später wurde das Dach mit einem einzigen Ruck über ihren Köpfen weggerissen und sie hatten es nur ihren äussersten Anstrengungen zu danken, dass sie nicht mit durch die Lüfte entführt wurden. Mein Berichterstatter sah dann den Schrecklichen tanzend über die Weingärten hinaufsteigen und oberhalb der Gärten der Schreibwaldstrasse gegen den Spielberg hinlaufen. Er war in grosser Besorgniss, dass derselbe die mitgeführten glühenden und brennenden Sachen auf die Stadt herabwerfen und dieselbe anzünden könnte.

Die Tromben sind noch wenig gekannte und in mancher Hinsicht sehr räthselhafte Naturerscheinungen. Sie werden zu den Drehstürmen gezählt, welche nebst der fortschreitenden Bewegung auch eine rotirende besitzen. Letztere erfolgt bei Tromben gewöhnlich um eine beiden Kegeln gemeinsame vertikale oder etwas schiefe Axe. Man hat aber auch Fälle beobachtet, wo die Axen beider Kegel gegen einander geneigt waren.

Manche von den Erscheinungen, die uns an diesem Phänomen entgegentreten, lassen nach bekannten physikalischen Gesetzen eine zwanglose und ziemlich sichere Erklärung zu, andere hingegen sind unserem Verständnisse noch so weit entrückt, dass sie kaum durch Hypothesen zu erreichen sind. Zu den ersteren gehören alle jene, welche als blosse Folgen der Rotation anzusehen sind; zu den letzteren die Entstehung der Doppelbewegung und die enorme Steigerung ihrer Intensität.

Wird eine säulenförmige Luftmasse um ihre Axe gedreht, so werden in Folge der erwachenden Centrifugalkraft die Theilchen von der Axe gegen die Peripherie hingedrängt, und zwar um so schneller und weiter, je schneller die Umdrehung erfolgt. Es wird daher an der Axe eine Verdünnung und an der Peripherie eine Verdichtung der Luft eintreten, und zwar beides in um so höherem Grade, je schneller die Drehung vor sich geht. Es bildet sich gleichsam ein hohler Luftcylinder, dessen Mantel um die Axe gedreht wird, und in welchem die Luft durch die beiden Centralkräfte zusammengedrückt und verdichtet ist. Dabei wird vorausgesetzt, dass die Drehung des Mantels in allen Querschnitten längs der Axe mit gleicher Geschwindigkeit erfolgt. Wäre das nicht der Fall, so könnte der Verdünnungskanal die Form eines Cylinders nicht erhalten, würde z. B. die Drehgeschwindigkeit von den bei-

den Enden der Axe gegen ihre Mitte hin gleichmässig nach einem bestimmten Verhältnisse abnehmen, so würde der Kanal die Form eines Doppelkegels annehmen.

Die Verdünnung der Luft wird nothwendig zur Folge haben, dass die an den beiden Axenenden liegenden Lufttheile zur Herstellung des Gleichgewichtes in den Kanal eindringen und denselben auszufüllen suchen. Allein sie werden da mit in die Drehung gerissen und gleichfalls gegen die Peripherie geworfen; dasselbe geschieht auch mit den nächsten und allen nachfolgenden Theilen. Auf diese Weise wird die Luft ohne Unterlass schraubenförmig in den Kanal hineingezogen. Die mit hineingerissenen Wasserdünste werden in Folge der beträchtlichen Abkühlung, die bei der fortdauernden Verdünnung der Luft eintreten muss, schnell zu feinen Wassertröpfchen oder Eistheilchen condensirt und als Nebel oder Wolke für das Auge wahrnehmbar, und zwar in einer Gestalt, welche der Form des Kanales, den sie ausfüllen, entspricht. Bei der Trombe erscheinen sie in der Gestalt eines dunklen Doppelkegels. Die Färbung des unteren Kegels wird durch die mit der Luft zugleich hinaufgedrehten verschiedenartigsten Dinge, wie Staub, Sand, Wasser u. s. w. mannigfaltig abgeändert.

Die von der Erde hinaufgewirbelten Gegenstände werden, wenn sie eine etwas grössere Masse besitzen, leichter die Centripetalkraft überwinden und bald weggeschleudert werden, wie Dachziegel und Schiefer. Aber auch die durch Condensation entstandenen Nebeltröpfchen und Eistheilchen fliessen, während sie gegen die Peripherie geworfen werden, zu grösseren Tropfen und Hagelkörnern zusammen und werden eben so bald entfernt. Nur Körperchen von geringer Masse können hoch hinaufgeführt und länger in Bewegung erhalten bleiben. Wir müssen annehmen, dass auch der grössere Theil der in den Kanal hineingezogenen Luft wieder weggeschleudert wird, da der Durchmesser unserer Trombe während ihres Laufes vom Schreibwalde bis zu dem eine halbe Meile entfernten Bahnhofe nur etwa um den vierten Theil seiner Länge zugenommen hat.

Nach den neuesten Untersuchungen von Dellmann und Palmiere ist die Condensirung des Wasserdunstes die bei weitem ergiebigste, vielleicht die einzige Quelle der Elektrizität. Jede Wolke, jeder Nebel ist elektrisch und mit der Zunahme ihrer Dichte steigt die elektrische Spannung in einem rapiden Verhältnisse. Die den Verdünnungskanal ausfüllende Nebelmasse muss daher Elektrizität von um so höherer Spannung besitzen, je schneller die hineingerissenen Dünste verdichtet

werden, und bei einer so stürmischen Condensirung, wie sie bei Tromben immer stattfindet, muss dieselbe einen so hohen Spannungsgrad erreichen, dass das elektrische Gleichgewicht beträchtlich gestört wird. Die wahrnehmbaren Erscheinungen des elektrischen Ausgleiches können desshalb bei Tromben wohl niemals fehlen, am leichtesten macht sich die Lichterscheinung als Blitz bemerkbar, wie das bei unserem Phänomen häufig der Fall war. Die glühenden und brennenden Sachen, die mein Berichterstatter aus dem Weinberge gesehen hat, dürften hieher zu zählen sein.

Es ist noch nicht genügend aufgeklärt, welche Bedingungen zusammentreffen müssen, damit eine Luftmasse in eine fortschreitende und zugleich drehende Bewegung versetzt werde. Die Ursache davon legt man fast allgemein in das Zusammentreffen zweier verschieden gerichteter Luftströme, von welcher Art jedoch ihre gegenseitige Einwirkung sein müsse, darüber sind die Ansichten getheilt. Als wahrscheinlich kann man es ansehen, dass dieselbe für die Hervorrufung ausgedehnter Drehstürme in einer anderen Weise erfolgt, als für das so enge begränzte Phänomen der Windhose.

Vor und nach dem Eintreffen unserer Trombe war in der That ein doppelter Luftstrom vorhanden. Der obere aus WNW. kommende war kein anderer, als der (für unseren Horizont abgelenkte) herabsteigende Aequatorialstrom selbst, der schon in den Morgenstunden in Prag die Erde erreicht hatte und im Verlaufe des Tages auch bei uns herabzugelangen und den hier herrschenden SSW.-Strom zu überwältigen suchte. Bei der Verdrängung eines mächtigen Luftstromes durch einen zweiten noch kräftigeren kann es an heftigen Kämpfen nicht fehlen, da der anstürmende Feind jede Lockerung in den Reihen seines Gegners zu benützen weiss, besonders dann, wenn sein Angriff von oben her erfolgt.

Bei dem in Berührung mit der Erde stehenden Luftstrome kann es geschehen, dass in irgend einem Theile desselben durch lokale Einflüsse eine beträchtliche Abnahme in der Spannung bewirkt wird, was ein schnelles Herabsinken und Eindringen des darüber fliessenden Stromes in die aufgelockerten Theile zur unmittelbaren Folge haben muss. Da jedoch auch die ringsumher unter höherem Drucke stehenden Theile des unteren Stromes zur Herstellung des Gleichgewichtes nach der Stelle des niedrigeren Druckes bewegt werden und hier mit einer gewissen Geschwindigkeit anlangen, werden sie auf den von oben hier eingedrungenen Ast des feindlichen Stromes in seitlichen Richtungen Stösse aus-

führen. Es lassen sich Fälle denken, in denen die Resultirende dieser Stosskräfte nicht gegen die vertikale Mittellinie des eingedrungenen Astes gerichtet ist, wodurch dieser den Impuls zu einer um die Mittellinie als Axe, rotirenden und zugleich fortschreitenden Bewegung erhalten würde.

Es wäre nicht unmöglich, dass auch am 13. October durch einen ähnlichen Vorgang ein von oben in den SSW.-Strom eingedrungener Zweig des Aequatorialstromes in eine drehend fortschreitende Bewegung versetzt wurde. Vielleicht war das der Trombe vorangehende Gewitter, verwandten Ursprunges.

Erfahrungen, die man im südlichen Theile von Nordamerika an den dort nicht so seltenen Tromben (Tornados) gesammelt hat, lassen kaum einen Zweifel darüber, dass die Entstehung derselben durch örtliche Einflüsse begünstigt wird, da dort gewisse Landstriche davon öfter heimgesucht werden und bisweilen die Bahn des Meteors fast dieselbe bleibt. Bei Hagelwettern hat man bekanntlich auch in unseren Gegenden ein ähnliches Verhalten beobachtet.

Drehende Bewegungen lassen sich an einzelnen Wolken und sogar an Wolkengruppen nicht gar selten wahrnehmen. Sie erfolgen jedoch in vielen Fällen zu langsam, oder die rotirenden Massen sind zu weit von der Erde entfernt, als dass sich die wirbelnde Bewegung besonders fühlbar machen könnte. So sah ich an einem Augusttage des Jahres 1868 sehr nahe am südlichen Himmel eine Haufenwolke, um welche einige zum Theile grössere Haufenwolken in ziemlich weitem Umkreise, wie Trabanten um ihren Centralkörper, langsam gedreht wurden, und zwar, wie ich mich deutlich erinnern kann, in einer Richtung, welche der Drehrichtung unserer Trombe entgegengesetzt war. Die Erscheinung zog ruhig von West gegen Ost vorüber, weder Regenstreifen, noch irgend etwas Auffälliges war an dieser Gruppe weiter zu bemerken. Es lässt sich vermuthen, dass in diesem Falle eine grössere Luftmasse sammt den in derselben schwebenden Wolken in drehende Bewegung gerathen war.

Aehnlich dürfte es sich bei dem Hagelwetter vom 12. Mai 1860 verhalten haben, welche fast denselben Strich getroffen hat, welcher neulich durch die Trombe verwüstet wurde. Ich vermuthe, dass sich damals eine Haufenwolke, aus welcher ein dunkles Regenband auf die Erde herabhing, sammt einer zweiten mit ihr anfangs nur lose zusammenhängenden Wolke, aus welcher die Hagelstreifen kamen, um eine Axe gedreht habe, welche durch den Mittelpunkt der Hagelwolke ging.

Beide Wolken waren nur von geringer Ausdehnung, der Regen- und Hagelstrich erreichten eine Breite von etwa 400 Klaftern. Die sehr sonderbaren Verschiebungen, die in der gegenseitigen Stellung des Regenbandes und der Hagelstreifen vorkamen, sowie die auffälligen Aenderungen in der Gestalt der beiden Wolken, die bald zu einer einzigen hochgethürmten Haufenwolke zusammenflossen, machen die ausgesprochene Vermuthung wahrscheinlich. Es liesse dann auch die gemachte Wahrnehmung eine Erklärung zu, dass an einzelnen Stellen des getroffenen Striches der Platzregen dem Hagel, an anderen der Hagel dem Platzregen voranging. Das erstere wurde am Dornich, das letztere in Altbrünn beobachtet. Während des Hagelfalles herrschte vollkommene Windstille.

Bei den Gewittern vom 7. August 1857 und 28. Juli 1861 reichte dagegen die wirbelnde Bewegung fast mit Sturmesstärke auf die Erde herab. In beiden Fällen konnte man die im eigentlichen Gewitterherde vor sich gehende Drehung daraus erkennen, dass die unter der Gewitterwolke gebildeten grauweissen Nebel spiralförmig nach dieser einen Stelle hinaufgezogen wurden. Es ist wahrscheinlich, dass drehende Bewegungen in Gewitterwolken nicht selten vorkommen, und vielleicht dann nicht fehlen, wenn dem Regen Hagelkörner beigemengt sind, was wir in jedem Sommer zu beobachten Gelegenheit haben. Die Drehung erfolgt wohl in den meisten Fällen nur langsam, reicht aber doch hin, um die Luft längs der Axe aufzulockern und das Herabsinken kalter Luftmassen einzuleiten. Heftige Niederschläge und Hagelbildung können dadurch veranlasst werden.

Bis jetzt lassen sich nur ganz unsichere Vermuthungen darüber aufstellen, unter welchen Umständen eine zur selbstständigen Doppelbewegung gelangte Luftmasse zur Trombe werden könne. Vollkommen sicher ist nur das eine, dass die Bedingungen, an deren Zusammenwirken das Auftreten dieses Phänomenes gebunden ist, bei uns sehr selten zutreffen. Aus den bisher vorliegenden Beobachtungen liesse sich der Schluss ziehen, dass die Gestalt und die Grösse der in Bewegung gesetzten Luftmasse nicht ohne Einfluss sind. Ein Durchmesser von annähernd 100 Klaftern bei einer doppelten bis vier- höchstens fünffachen Höhe scheint für die Trombensäule Bedingung zu sein. Whitfield hat nie die Spuren eines Tornado breiter gefunden, auch stimmen die in Europa beobachteten Fälle damit überein. Bezüglich der vertikalen Ausdehnung lauten die Angaben abweichend von 200 bis 400 Klafter und darüber. Die höheren Angaben dürften kaum verlässlich sein.

Nach dem, was wir über die Vorgänge in unserer Atmosphäre wissen, kann wohl die Annahme nicht gestattet sein, dass die Tromben-Luftsäule durch einen einzigen Impuls ihre volle Geschwindigkeit und Richtung erhält, da uns für die Möglichkeit einer so ungeheuren Stosskraft jedes Verständniss fehlt. Auch wäre die Säulenform in diesem Falle die ungünstigste Form für die Luftmasse, da die Bewegung der Trombe in einer auf ihre Axe senkrechten Richtung erfolgt. Es drängt sich uns von selbst die Vermuthung auf, dass die Geschwindigkeit der eingeleiteten Doppelbewegung erst durch eine kontinuirliche Einwirkung gewisser Kräfte zu einem so hohen Grade gesteigert werde. Auch der wichtige Umstand, dass unsere Trombe, nachdem sie am Spielberg von ihrer Richtung abgelenkt worden war, ohne irgend eine wahrnehmbare Veranlassung wieder genau in dieselbe zurückgeführt wurde, scheint darauf hinzudeuten, dass auch während ihres Laufes richtende und bewegende Kräfte thätig waren. Die fortdauernde Einwirkung solcher Kräfte konnen wir wohl nur in dem Einflusse jener Luftmassen suchen, welche ohne Unterbrechung in den Verdünnungskanal einströmen.

Am 13. Oktober hatte der obere Luftstrom eine ziemlich schnelle Bewegung nach OSO. Alle von oben in den Kanal hineinstürzenden Lufttheile waren demnach auch gleichzeitig mit einer gewissen Geschwindigkeit nach OSO. in Bewegung, sie mussten daher, mit geringer Ausnahme, nach dieser Richtung hin schiefe Stösse auf die innere Mantelfläche ausüben und sich zu einer continuirlich wirkenden Kraft summiren, welche die Säule rotirend nach OSO. zu treiben suchte. Die von unten einströmende Luft war nach NNO. gerichtet und suchte dieselbe aus gleichen Gründen nach NNO. zu bewegen. Aus der Componirung beider Bewegungsrichtungen ergibt sich die Richtung nach ONO., welche mit der beobachteten in der That fast genau zusammenfällt.

Man könnte es vielleicht auffällig finden, dass bei einer Luftsäule, von welcher der obere Theil nach OSO , der untere nach NNO., demnach beide unter rechtwinkligem Abstande ihrer Richtungen getrieben werden, dennoch eine Bewegung der ganzen Masse nach einer einzigen Richtung möglich wird, wie sie nur ein fester Körper unter gleichen Umständen erlangen kann. Allein wir dürfen uns die Lufttheilchen im rotirenden Mantel nicht so leicht verschiebbar, nicht so lose zusammenhängend denken, wie bei Luft von gewöhnlicher Dichte, da sie im Mantel durch die Einwirkung der beiden Centralkräfte und den Gegendruck der äusseren Luft sehr stark zuzammengepresst und festgehalten werden.

Die Geschwindigkeit, welche eine Luftsäule durch den ersten Impuls erlangen kann, dürfen wir nur als eine sehr mässige ansehen, die jedoch bei passender Gestalt, entsprechender Masse und unter anderen noch unbekannten günstigen Verhältnissen durch die continuirlichen Stösse der einströmenden Luft zu einem so hohen Grade gesteigert werden kann, dass die Erscheinungen der Trombe hervortreten und die Luftsäule selbst zur Trombensäule wird. Das Phänomen beginnt mit einem kleinen rundlichen, anfangs harmlos aussehenden Wölkchen, dessen Geschwindigkeit und Masse jedoch bald eine rasche Zunahme zeigt. Vielleicht schon nach kurzem Lauf wird ein zapfenartiger Vorsprung nach abwärts sichtbar werden, der sich bald in Kegelform tiefer und tiefer herabsenkt, während ihm der zweite von unten aufsteigende Kegel bis zur Berührung entgegen kommt.

Die Ausbildung der Trombe erfolgt unter günstigen Terrain-Verhältnissen ziemlich schnell, wie über baumarmen Ebenen und grossen Wasserflächen. Im umgekehrten Falle kann jedoch eine beträchtliche Verzögerung eintreten, indem ein grosser Theil der fortwährend zugeführten Bewegungskraft zur Ueberwindung der entgegenstehenden Hindernisse verbraucht wird. Das letztere war auch bei unserer Trombe der Fall; bevor sie das Stadtgebiet erreichte, führte sie ihr Weg durch eine sehr gebirgige und bewaldete Gegend. In dem Orte Kohoutowitz, eine Viertelstunde von der Stelle entfernt, wo ihre Verwüstungen begannen, war die wirbelnde Bewegung schon so bedeutend, dass zum nicht geringen Staunen der Landleute die zum Trocknen im Freien aufgehängte Wäsche hoch in die Luft getragen wurde; allein von dort aus ist auf der ganzen bewaldeten Strecke bis in der Nähe der Steinmühle eine Beschädigung an Bäumen noch nicht zu entdecken. Erst nachdem sie das Thal erreicht hatte und die Hindernisse geschwunden waren, trat sie plötzlich in ihrer ganzen verderblichen Grösse hervor.

Die Geschwindigkeit der Trombe bleibt immer von dem Verhältnisse abhängig, in welchem die Grösse der Triebkraft zu der Grösse der Bewegungshindernisse steht. Diese werden nach erfolgter Ausbildung des Phänomenes ziemlich schnell anwachsen; denn es ist nicht nur die zu bewegende Luftmasse in fortwährender Zunahme begriffen, sondern es wird auch eine immer grössere Kraft erforderlich, um die Luft aus dem Wege zu schaffen, den die sich schnell ausdehnende Säule nehmen will. Dazu kommen noch die Hindernisse, denn der untere Theil durch den Widerstand auf der Erdoberfläche fortwährend ausgesetzt ist. Die anfangs beschleunigte Bewegung wird daher bald in eine verzögerte

übergehen, die Kegel werden sich von einander entfernen, endlich ganz zurückziehen und es bleibt schliesslich nur eine Wolke übrig, die am Himmel weiter zieht. Aus einer solchen Wolke sah Kapitän Napier heftigen Gussregen herabstürzen. Auch ein plötzliches Auflösen und Verschwinden des Doppelkegels ist schon beobachtet worden. Tromben sind immer nur lokale Erscheinungen und niemals von langer Dauer.

Aus der eigenthümlichen Form des Tromben-Kanales dürfen wir folgern, dass die Drehgeschwindigkeit von den Enden der Axe gegen die Mitte hin abnimmt. Die Ursache davon vermögen wir nur darin zu suchen, dass die den beiden Enden näher liegenden Theile der inneren Mantelfläche von den Bewegungs-Impulsen der hineingerissenen Luftmassen in viel stärkerem Maasse getroffen werden. Durch diese ungleiche Einwirkung bilden sich gleichsam zwei verschiedene Wirbel heraus, die mit vereinten Kräften thätig sind. Nicht immer ist die Form des Doppelkegels so entschieden ausgeprägt, wie es bei unserer Trombe vorkam. Bisweilen erscheint der sichtbare Theil derselben in der Gestalt einer Säule, die nach oben hin sich allmählich ausdehnt und einem herabhängenden stumpfen Eiszaplen nicht unähnlich ist. Wir dürfen annehmen, dass in solchen Fällen die Drehgeschwindigkeit in dem unteren Theile bedeutend geringer ist. Für den unteren Wirbel sind die Bewegungshindernisse immer grösser, da derselbe verschiedenartige Widerstände auf der Erdoberfläche zu überwinden hat und es kann uns demnach nicht auffällig sein, dass der Kegel des oberen Wirbels an seiner Basis immer einen grösseren Durchmesser besitzt, als jener des untern.

Die schon öfter beobachtete etwas schiefe Lage der Drehaxe liesse sich vielleicht aus einem Zurückbleiben des unteren Wirbels herleiten. Merkwürdig ist die schon im Jahre 1792 von dem Physiker Ambschell erwähnte Beobachtung, dass bei Tromben am Meere (Wasserhosen) Fälle vorkommen, in denen die Axen der beiden Kegel gegen einander geneigt erscheinen. Die Ursache davon wäre vielleicht in einem merklichen Zurückbleiben des mittleren Theiles der Luftsäule zu suchen, was bei sehr hohen Trombensäulen immerhin vorkommen könnte, da sich die Einwirkung der Bewegungs-Impulse doch mehr auf die den Axenenden näher liegenden Theile der Kanalwand erstreckt.

Die grosse Aehnlichkeit zwischen dem Treiben und Wogen der dichten Staubmassen, welche aus dem unteren Kegel unserer Trombe bis zu einer Höhe von 5—6 Klaftern geworfen wurden, mit der stürmischen Bewegung der die Basis des oberen Kegels einhüllenden Wolke könnte

uns zu der Vermuthung verleiten, dass wir dort eben nichts anderes sahen, als Nebel- und Wolkenfetzen, die aus dem Kanale ohne Unterlass geschleudert und zum Theile wieder aufgelöst, oder zu Regentropfen verdichtet wurden. Der sichtbare Theil einer Trombe würde dann richtiger als Doppeltrichter zu bezeichnen sein.

Damit sei die Besprechung unseres gefährlichen Gastes vom 13. October geschlossen. Wir haben uns in mancherlei Muthmassungen über denselben erschöpft; müssen jedoch schliesslich gestehen, dass wir es bei dem besten Willen nicht weiter bringen konnten, als zu einer Lufthypothese, die aus luftigem Material und auf sehr luftigem Grunde aufgebaut ist.

Mendelsche Regeln
und
Vererbung erworbener Eigenschaften

von **Paul Kammerer** (Biologische Versuchsanstalt in Wien).

Inhalts-Uebersicht.

Einleitung.

Mendelismus kontra Lamarckismus und Darwinismus. — Kritik und Antikritik der Mendelschen Regeln: „Ausnahmen“. — Semons Erklärung der Mendelschen Regel durch alternative, nicht äquilibre Dichotomien in der Stammesentwicklung. — Erklärung der Ausnahmen durch Einwirkung äußerer Faktoren, Parthenogenese und Pseudogamie. — Unwichtigkeit der „Ausnahmen“, Abstraktion von denselben und präzise Fragestellung.

Hauptteil.

Die Tatsachen der Transplantation. — Vermeintliche und wirkliche Pfropfhybride. — Gonadentransplantation: 2 negative, 1 neutraler, 6 positive Fälle. — Kritik aller Fälle. — Auf der Suche nach anderen Erklärungsmöglichkeiten, welche Pfropfhybridismus und somatische Induktion noch umgehen könnten.

Die Tatsachen der Kreuzung. — Unterschied der Kreuzungs- und Transplantationsverhältnisse je nach Vorliegen natürlicher und künstlich induzierter Rassen. — Somatische Induktion wird nur von neu erworbenen, labilen Merkmalen ausgeübt.

Die Tatsachen der Reizphysiologie. — Verworns und Semons Definition des Reizbegriffes. — Somatische Induktion aus inneren Gründen, durch Merkmale, welche aus physiologischen statt physikalischen Gründen labil geworden sind? — Semons Auffassung der Nichtvererbung von Verstümmelungen, der Erblichkeitsverhältnisse von Towers Leptinotarsa-Rassen.

Das Mendelsche Verhalten erworbener und erblich gut fixierter Merkmale. — Towers experimentell erzeugte Leptinotarsa-Mutationen. — Kammerers brutpflegende und nicht brutpflegende Alytes, letztere im Besitze eines atavistischen, keines neuen Merkmales. — Abweichendes Verhalten der Alytes-„Riesen-eier", eines neuen, nicht atavistischen Merkmales.

Schluß.

Mendelismus führt die Lehre von der Vererbung erworbener Eigenschaften erst zur Vollendung.

Mehrfach, namentlich durch Arnold Lang (1909) und H. E. Ziegler (1910), sind die von Gregor Mendel (1865) aufgestellten und seither durch so zahlreiche, genaue Zuchtexperimente bestätigten Vererbungsregeln als der letzte, entscheidende Beweis dafür hingestellt worden, daß eine Vererbung erworbener Eigenschaften weder im Sinne von Lamarck noch im Sinne der Pangenesis-Hypothese von Darwin stattfinde; die Mendelschen Regeln bilden nach Ansicht vieler Mendelianer das stärkste Gegenargument der von Detto (1904) so genannten „somatischen Induktion", des Ueberganges somatogener, also körperlich erworbener Merkmale auf das Keimplasma: denn wenn die Merkmale des Körpers auf die Keimzellen irgend welchen formativen, Gestalt, Farbe oder sonstige Merkmale veränderten Einfluß nähmen, so wäre das Hervorgehen homozygotischer, rezessiver [1]) Nachkommen aus heterozygotischen Eltern, welche den Dominanzcharakter rein oder in Mischung oder in Scheckung mit dem Rezessivcharakter zur Schau tragen, unmöglich. In sämtlichen Fällen Mendelscher alternativer Vererbung, die ja heute schon nach hunderten zählen, ist es in der Tat ganz zweifellos, daß die Keimstätten einen hohen Grad der Unabhängigkeit vom übrigen Körper bewahren, daß sie gegenüber abweichenden Charakteren des Somas, in welchem sie zufällig gerade liegen (Ausdruck Weismanns 1886), mit erstaunlicher Zähigkeit an ihren eigenen Charakteren festhalten (Ausdruck Zieglers 1910).

Nun ist zwar über einige Ausnahmen von dieser Regel berichtet worden, wonach bei der Aufspaltung in zweiter Nach-

[1]) Die Kenntnis der Mendelschen Regel selbst und deren Terminologie darf ich an dieser Stelle wohl voraussetzen!

kommengeneration (F_2) das Rezessiv nicht ganz so rein auftritt, wie es in der Elterngeneration (P) gewesen war, sondern vom Dominanten beeinflußt erscheint. Ich werde aber begründen, daß diesen Ausnahmen ein besonderes Gewicht nicht beigelegt werden darf.

Die Beeinflußung des Rezessivs kann durch absichtlich oder unabsichtlich angewendete äußere Faktoren verursacht worden sein: hierher gehören gewisse von E. v. Tschermak (1906 a) ermittelte Fälle, wie die Kreuzung von Winter- und Sommerroggen, wo die Zahlenverhältnisse sich nach der in F_2 erfolgenden Wiederaufspaltung durch Kulturbedingungen, durch Persistieren des Sommer-, bezw. Winteranbaues, beliebig zugunsten des Sommer-, bezw. Wintertypus verschieben lassen; sowie im Tierreich gewisse Seeigelkreuzungen (Strongylocentrotus mit Sphaerechinus), in denen Vernon (1900) gefunden hat, daß im Sommer das Sphaerechinus-, im Winter das Strongylocentrotus-Merkmal dominiere; wo ferner Doncaster (1903) und Herbst (1906—1909, auch an Echinus mit Sphaerechinus) diesen Dominanzwechsel durch reine Temperaturwirkung unabhängig von den Jahreszeiten und Tennent (1910, Hipponoë mit Toxopneustes) durch Schwankungen in der Alkalinität des Meerwassers, welche möglicherweise ebenfalls den Jahreszeiten parallel gehen, erzielte. Hieher gehört ferner eine neue, höchst wichtige Arbeit von Tower (1910), der bei Kreuzung verschiedener Spezies von Kartoffelblattkäfern (Leptinotarsa) ein fundamental verschiedenes Erblichkeitsbenehmen erhielt je nach den äußeren Bedingungen, unter denen sich die Zucht vollzog. Dabei verwandte Tower jedesmal streng identisches, oft Geschwistermaterial; ja selbst als von den aufeinander folgenden Eiportionen desselben Pärchens in beliebiger Reihenfolge die eine Portion diesen, die andere jenen Außenfaktoren unterworfen wurden, waren die Hybride und deren Aufspaltung bei den Nachkommengenerationen verschieden. Beispielsweise ergaben L. signaticollis ♀ × diversa ♂ bei 75—80° F., 75% relat. Feuchtigkeit und gleichbleibendem Futter 1/2 reinziehende Signaticollis, 1/2 Intermediärformen, welche bei F_2 in 1 : 2 : 1 spalten. Bei 50—75° F. und 50—80% relat. Feucht. aber lauter bei F_2 in 1 : 2 : 1 spaltende Intermediärformen. — Undecimlineata ♀ × Signaticollis ♂ ergaben bei Hitze und Nässe durchwegs reinziehende Undecimlineata, bei kühler und trockenerer Zucht lauter mittenständige Käfer, die bei F_2 in 1 : 2 : 1 aufgespalten etc. etc.

Der Anschein von Beeinflussung des Rezessivs durch das dominante Merkmal kann aber auch bei gleich bleibenden äusseren Bedingungen der Zucht erweckt werden. Ich sehe hier ab von Fällen, deren gekreuzte Merkmale nie wieder einer Aufspaltung unterliegen, sondern wo sämtliche Nachkommen nicht nur in F_1, sondern auch in F_2, F_3 u. s. w. entweder eine gleichförmige Mischung der beobachteten elterlichen Charaktere oder eine Scheckung zur Schau tragen, so zwar, daß bei jedem Nachkömmling ein Körperteil das eine, ein anderer das zweite der auf ihr erbliches Verhalten verfolgten Merkmale aufweist. Auch sehe ich ab von den Fällen, wo (wie bei der Kreuzung von Tanzmaus und gewöhnlicher laufender Maus, Hammerschlag 1910, Plate 1910 a, b) bloß das Zahlenverhältnis nicht der Wahrscheinlichkeitsrechnung entspricht, wo aber eines der gepaarten Merkmale trotzdem von Zeit zu Zeit wieder rein in Erscheinung tritt. Es bleiben dann nur wenige Fälle übrig, so die Kreuzung von Triticum vulgare mit Triticum polonicum, „in denen die Spaltung der zweiten Generation das eine Elternmerkmal in einer ganzen Reihe von Ausbildungsstufen hervortreten läßt, jedoch keinen oder fast keinen absolut reinen Vertreter des anderen Merkmals. Auch in den folgenden Generationen wird unter Umständen das eine Elternmerkmal nie mehr ganz rein“ (Tschermak 1906 b). Scheinbar noch viel schlagender sind die von V. Haecker (1908) durchgeführten Kreuzungen von schwarzem und weißem Axolotl: dominant ist (wie zumeist) schwarz, aber das in F_2 abgespaltene Viertel von Rezessiven ist nicht rein weiß, sondern in metamerer Anordnung schwarz gescheckt.

R. Semon (1908) mißt diesen „Ausnahmen“, auf deren Natur als wahre oder scheinbare Ausnahmen ich noch zu sprechen komme, ziemlichen Wert bei. Denn sie sind ihm Beweise dafür, daß es sich bei der alternativen Vererbung nicht um irgendwelches Ausschalten von „Anlagen“ handle, sondern nur um ein Latentbleiben scheinbar verschwundener Anlagen, welche durch geeignete Umstände dennoch jederzeit reaktiviert werden können. Die Spaltungserscheinungen haben nach Semon folgende Bedeutung: der Stamm einer Organismenart hat sich an einem bestimmten Punkte in zwei Aeste gegabelt; manchmal können beide, noch nicht stark divergierende Aeste gleichzeitig betreten werden, dann manifestiert sich dies als nicht spaltende Mischlings- oder Scheckenvererbung; manchmal kann unter gleichbleibenden Bedingungen

nur noch entweder der eine oder der andere Ast beschritten werden, dann haben wir eine alternative Vererbung. Die Wahrscheinlichkeit, welcher von beiden Aesten der bevorzugte wird und in welchem Grade er es wird, d. h. wie oft oder von wie viel Exemplaren der betreffenden Organismenspezies nur noch dieser eine Ast begangen wird, ist wiederum eine schwankende und hängt wieder von äußeren wie inneren Bedingungen ab. Semon wendet sich, wie gesagt, mit diesen Erklärungen und Argumenten hauptsächlich gegen die „Hypothese der Gametenreinheit", somit gegen die Annahme, daß jede Eigenschaft durch ein zirkumskriptes, unmischbares Substanzpartikelchen im Keim vertreten sei. Darin muß man ihm, wie ich glaube, unbedingt beistimmen, und die Vorstellung morphologisch abgegrenzter Anlagen oder Gene ist ja wohl auch seitens der Mendelianer mehr oder weniger aufgegeben zugunsten derjenigen Vorstellung, daß jede Eigenschaft bezw. Fähigkeit zu ihrer Hervorrufung am entwickelten Organismus durch den Chemismus des Keimes stofflich, aber nicht gleich gestaltlich bedingt werde. Dem fügen sich dann auch die von Semon herangezogenen, früher einfach als solche bezeichneten und nicht näher erklärten „Kreuzungs-Atavismen": zwei verschiedene Rezessive, jedes für sich absolut verläßlich rein ziehend, werden miteinander bastardiert, und nun ist plötzlich wieder die dominante, angeblich in ihrer ganzen Anlage ausgeschaltete Wildfarbe da (Darwins [1878] Tauben-, Batesons [1909] Hühner- und Primel-, Rimpaus [1905] Gerstenexperimente etc.). Selbständige unmischbare, streng lokalisierte Massenteilchen als Vererbungsträger könnten dies nicht bewirkt haben, wohl aber Stoffe, von denen keiner ohne den anderen die volle Erscheinung, wohl aber beide zusammen wieder die Ursprungsreaktion ergeben. Hier ist es ein innerer Faktor, ein Enzym, wie man es, um unsere Vorstellungen vorläufig zu fixieren, nennen mag, welches die Reaktion auslöst; in anderen Fällen mag ein äußerer Faktor die analoge chemische Konstitutionsänderung des Keimes erreichen.

Ich selbst möchte hier einmal von jenen „Ausnahmen", welche entweder in Unreinheit des Rezessivs, oder in Wechsel der Dominanz oder Schwankungen der Zahlenverhältnisse bestehen, nicht weiter Notiz nehmen. Denn einmal sagt uns Semons Erklärung der Mendelschen Regel durch alternative, nicht äquilibre Entwicklungsdichotomien vielleicht nicht genug darüber aus, warum das Gleichgewicht dichotomischer Gabelungen der

Entwicklungsbahn in einem ziffermäßig so bestimmten Grade stets zugunsten des einen Merkmals (Entwicklungsastes) und zu ungunsten des anderen Merkmals verschoben wird, in einem Zahlenverhältnis, welches unter verschiedensten Bedingungen und bei denkbar verschiedensten tierischen wie pflanzlichen Lebewesen, sowie bei denkbar verschiedensten Merkmalen dasselbe bleiben kann. Man sollte doch erwarten, daß beispielsweise ein mitteleuropäischer Experimentator, der zwei Erbsenrassen kreuzt und die zahlenmäßige Anordnung der Samen- oder Blütenfarbe verfolgt, in F_2 eine andere Verschiebung des Gleichgewichtes der Merkmale bekommen müßte als ein amerikanischer, der mit Rassen des Kartoffelblattkäfers arbeitet und die Aufteilung der Flügelfarben beobachtet: in beiden Fällen ergibt sich aber, daß der eine Dichotomie-Ast gerade die dreifache Chance, begangen zu werden, gegenüber dem anderen gewonnen hat.

Und dann sind jene Ausnahmen als solche durchaus nicht feststehend. Bei den Seeigelbastarden ist durch die genauen analytischen Untersuchungen von Herbst erwiesen, daß die „Dominanz" der mütterlichen Charaktere darauf beruht, daß unter dem Einflusse äußerer Faktoren die Eizelle inzwischen, vor Eindringen des Spermatozoons, einen Anlauf zu parthenogenetischer Entwicklung genommen hat. Wirklich dominant im Mendelschen Sinne ist hier der väterliche Charakter, der aber natürlich nur dann zum Vorschein kommt, wenn normale Kernkopulation stattfand; parthenogenetische oder pseudogametische Entwicklung hinwiederum kann nur den mütterlichen Charakter hervorbringen, der aber dann nicht im Mendelschen Sinne dominant ist. Steht es so mit den Fällen, wo ein äußerer Faktor scheinbar Dominanzwechsel herrvorrief, und wirkt in anderen Fällen der äußere Faktor wahrscheinlich als Katalysator, als ekphorierender Reiz auf die sonst latent bleibende Eigenschaft, so bleibt nur der Haeckersche Axolotl-Fall übrig, welcher die Beeinflussung des Rezessivs durch das dominante Merkmal am schlagendsten zu beweisen scheint. Aber wenn man, wie Verfasser dieser Zeilen, die „weißen Axolotl" gut kennt, so wird man sich der Vermutung nicht erwehren können, daß schon die in P erstmalig zur Kreuzung herangezogene Rasse ein Albino war, welcher (latent) das Merkmal der Scheckung besaß.

Der hauptsächliche Grund aber, warum ich auf etwaige Ausnahmen von den Mendelschen Regeln kein besonderes Gewicht

legen möchte, besteht darin, daß sie nur etwas Fremdes, nicht Zugehöriges in unsere eigentliche Fragestellung hineintragen oder doch für deren Beantwortung einen Umweg bedeuten. Nur um dies klarzulegen, mußte ich einen Teil dieses Umweges mitmachen, mußte ich verhältnismäßig ausführlich darauf eingehen. Unsere Fragestellung selbst aber soll in präziser Fassung lauten: Ist das „Soma" — trotz des zu Recht Bestehens der Mendelschen Gesetze — fähig, auf das „Keimplasma" formative Einflüsse zu nehmen oder nicht? (Es ist unnötig, sich dabei auf den wohl nicht mehr haltbaren Standpunkt Weismanns zu stellen, daß zwischen Personal- und Germinalteil des Individuums ein gewisser Gegensatz besteht; die Gegenüberstellung soll keine andere Bedeutung involvieren, als etwa diejenige beliebiger anderer Körperteile oder Organe, bezüglich deren gegenseitiger formativer Beeinflussungsmöglichkeit ja auch keineswegs Klarheit herrscht.) Das zahlenmäßige Verhalten allelomorpher Merkmale bei der Bastardierung verneint die Frage. Denn wenn die Keimzellen regelmäßig durch Reizleitung vom Soma her beeinflußt würden, so dürfte es nicht nur einzelne, ausnahmsweise Fälle einer solchen (auch hier, wie wir sahen, anfechtbaren) Beeinflussung geben, sondern es müßte in der großen Mehrheit der Fälle zutreffen. Nun trifft aber gerade das Gegenteil zu: schwarze und weiße Eltern geben lauter schwarze oder graue oder schwarz-weiß gefleckte Kinder, ein Paar der letzteren ergibt $^3/_4$ ebenso schwarze, bezw. $^1/_4$ schwarze und $^2/_4$ ebenso graue oder gefleckte, und $^1/_4$ rein weiße, fortan rein weiterziehende Enkel! Das Weiß dieses letzten Viertels war in den Körpern von schwarzer oder grauer oder scheckiger Färbung nicht zu beeinflussen gewesen!

Kaum nötig, daß wir noch die schon wiederholt von anderer Seite zu gleichem Zwecke herangezogenen Tatsachen der Transplantation, der tierischen und pflanzlichen Pfropfung, hinzuhalten. Wie bei der Kreuzung die Reinheit der „Gene" (besser die Trennbarkeit der Chemismen), so gilt bei der Transplantation die Regel, daß das Pfropfreis durch seinen Träger nicht beeinflußt werden kann. Es erscheint als Parasit seines Substrates, wie die Keimdrüse, wenigstens nach Weismanns Vorstellung, als Parasit oder Pfropfreis des Somas. Auch hier sind Ausnahmen konstatiert worden, und auch sie sind so wenig zahlreich und einwandfrei wie die Ausnahmen von der Gametentrennbarkeit.

Dem Uebertritt von Nikotin aus der echten Tabakspflanze in nicht nikotinhaltige Pfropfreiser nichtgiftiger Nikotiana-Arten (Grafe und Linsbauer 1906), der Beeinflußung von Getreideembryonen bei Ernährung durch artfremdes Endosperm (Stingl 1907) trägt Przibram (1908/9) durch einfache Diffusion genügende Rechnung. Gleiches gilt wohl vom Uebertreten des Blausäureglucosides bei Pfropfung von blausäurehältigen Cotoneaster-Arten auf blausäurefreie (Guignard 1907) und von analogem Wandern des Atropins aus dem Stechapfelreis in die nicht atropinhaltige Kartoffel (Meyer und Schmidt 1910). Ueber die gegenseitige Beeinflussung von Reis und Unterlage vergleiche man insbesondere noch das Sammelreferat von Himmelbaur (1910). Die berühmten Pfropfbastarde Winklers (1909) sind neuerdings von ihm selbst (1910), wie früher schon von Baur (1909, 1910) und anderen, als Chimären mit periklinal geteiltem Vegetationskegel, somit als Ueberlagerung, nicht Mischung von Komponenten aufgefaßt worden. Desgleichen ist der „Pfropfbastard" Laburnum Adami nach Macferlane (1895) und Buder (1910) eine solche Periklinalchimäre aus Dermatogen von Cytisus purpureus und dem Innern von Laburnum vulgare; endlich Crateagomespilus nach Baur eine solche aus Mespilus außen und Crateagus innen.

Ein Pfropfbastard Winklers jedoch, das Solanum Darwinii, behauptet er noch jetzt (1910) als echten, als Verschmelzungs-Pfropfbastard. In den Keimzellen dieses Pfropfbastardes befinden sich nämlich 24, bei dessen Eltern 12, bezw. 36 Chromosomen; mindestens die subepidermale Schicht des Vegetationspunktes, aus der die Pollenzellen entstehen, ist aus Zellen mit der Chromosomenzahl 48 zusammengesetzt.

Ebenso wichtig sind diejenigen Ausnahmen von der für Pfropfreiser sonst giltigen Unbeeinflußbarkeitsregel, welche bei der Gonadentransplantation zum Vorschein gekommen sind. Rechnen wir diejenigen Fälle hinzu, wo nicht Keimdrüsen, sondern bereits befruchtete Eier einer abweichend beschaffenen Tragamme einverleibt wurden, so liegen fünf bereits bekannte Fälle erfolgreicher Keimverpflanzung vor, in denen das Verpflanzen mit Fertilität endigte, außerdem eine noch unpublizierte Serie derartiger Experimente, die von mir selbst stammen und von der ich an dieser Stelle erstmalig Mitteilung machen werde. Sie umfaßt bis jetzt sieben Fälle. Von diesen insgesamt 12 Fällen sprechen nur fünf gegen die Beeinflußung des Keimplasmas,

welches bedeutungsvoller Weise hier nicht nur per analogiam, sondern de facto ein Pfropfreis darstellt. Ein Fall erlaubt keine Entscheidung und sechs sprechen entschieden *für* Beeinflußung des Keimplasmas durch abweichende somatische Merkmale, somit für physiologische Ueberlieferung formativer Reize vom Personal- auf den Germinalanteil des betreffenden Individuums.

Es erweist sich als nötig, alle Fälle von Gonadentransplantation, welche zur Fruchtbarkeit der operierten Tiere geführt haben, hier kurz zu besprechen, da sie allesamt noch wenig bekannt sind. Beginnen wir mit den negativen Fällen.

Castle (1909) verpflanzte den Eierstock eines *schwarzen Meerschweinchens* in ein *weißes* und kreuzte es mit einem ebenfalls weißen Männchen; es wurden zwei Junge geboren, welche trotzdem rein schwarz waren, also genau so, als ob sie aus einer Kreuzung von schwarzen und weißen Eltern hervorgegangen wären. Schwarz ist nämlich auch beim Meerschweinchen dominant.

Heape (1898) verpflanzte von *weißen Angorakaninchen* befruchtete, in Entwicklung begriffene Eier, also bereits junge Embryonalstadien aus dem Eileiter des weißen Angorakaninchens in das *graue belgische Kaninchen*. Dieses brachte trotzdem echte Angorakaninchen zur Welt.

Bei der Seescheide Ciona intestinalis, einem Zwitter, können die Eier eines Individuums nur vom Sperma eines anderen Individuums befruchtet werden, während sie gegen das eigene Sperma immun sind. Morgan (1910) transplantierte Ciona-Eier in ein fremdes Exemplar und fand, daß sie dadurch weder die Immunität gegen das Sperma ihres ursprünglichen Substrates, des Körpers, wo sie gewachsen waren, einbüßten noch Immunität gegen das Sperma des Wirtskörpers erwarben.

Nun der unentschiedene Fall. Unentschieden ist er einfach deshalb, weil die betreffenden Experimente, von Guthrie (1909) an Meerschweinchen vorgenommen, nur mit Rücksicht auf Einübung der operativen Technik, ohne Rücksicht auf züchterische Beschaffenheit des Materiales durchgeführt wurden: die operierten Tiere waren billige Blendlinge unbekannter Zusammensetzung, und Guthrie wollte daher aus transplantiertem Ovarialgewebe erzielte Nachkommen zu keinerlei Schlußfolgerungen benützen.

Es folgen die positiven Fälle. Guthrie (1908) tauschte an weißen und schwarzen *Leghorn-Hennen* die Ovarien aus und ließ jede von ihnen durch einen Hahn der zum Ovarium stimmenden

Farbrasse bespringen: also die schwarze Henne mit dem Ovarium einer weißen von weißem Hahn, die weiße Henne mit dem Ovarium einer schwarzen von einem schwarzen Hahn. Im ersteren Fall entstanden 9 ganz weiße Hühnchen, welche also rein der entsprechenden Eigenschaft des Ovars entsprachen, aber auch 11 weiße Hühnchen mit schwarzer Sprenkelung, welche einen Einfluß der schwarzen Befiederung dieser Henne zu dokumentieren scheinen. Im zweiten Falle entstanden 12 Hühnchen, welche sämtlich weiß mit schwarzen Flecken waren, daher ausnahmslos von der fremdrassigen Tragamme modifiziert erscheinen. Magnus (1907) hatte vollständig analoge Ergebnisse an weißem und schwarzem Kaninchen.

Bevor ich auf meine eigenen Fälle zu sprechen komme, möchte ich die Einwände berücksichtigen, welchen die soeben referierten Transplantationsexperimente von Castle und Guthrie begegnet sind. Gegen den negativen Castleschen Fall (1909) hat Guthrie (1909) eingewendet, er hätte statt des weißen Meerschweinmännchens ein schwarzes nehmen sollen; das wäre nur berechtigt gewesen, wenn Castle anscheinend vom Soma beeinflußte Junge, also mindestens solche mit weißer Zeichnung, gezüchtet hätte; da er aber ganz schwarze erhielt unter Bedingungen, welche für deren Erlangung möglichst ungünstig gewählt worden waren, so ist der Castlesche Fall diesbezüglich vollkommen einwandfrei. Ein zweiter Einwand Guthries gegen Castle: „The markings of such hybrids are not uniform“ soll offenbar besagen, es könnten Pfropfhybride vorgelegen haben, trotzdem die Farbe für reine schwarze Rasse sprach, und ist auch kaum stichhältig.

Castle (1909) hat gegen Guthrie (1908) eingewendet, es sei nicht bewiesen, daß Guthries Hühnchen nicht von regeneriertem Ovarialgewebe herstammten. Walther Schultz (1910), Przibram (1910) und ich selbst (1907/8) haben ferner eingewendet, es sei nicht bewiesen, daß die Ovarien restlos entfernt waren (nach Foges [1902] ist dies bei Hühnern unmöglich), endlich, daß das „Schwarz“ und das „Weiß“ der verwendeten Leghornhühner vielleicht nicht rein genug war. Auch in reinen Zuchten weißer Hühner finden sich solche mit einzelnen schwarzen Federn, und viceversa. Guthries Kontrollversuche ergaben zwar nur schwarze Küchlein aus schwarzer Henne mit schwarzem Hahn, nur weiße Küchlein aus weißer Henne mit weißem Hahn, aber sie sind zu wenig zahlreich und insbesondere hat Guthrie die Kreuzung schwarzer Hennen mit weißen Hähnen und umgekehrt gänzlich unterlassen.

Viel besser wäre es nach W. Schultz bereits gewesen, schwarze und weiße Hühner zu wählen, die nicht sonst derselben Rasse (Leghorns), sondern einer davon auch der Form nach verschiedenen Rasse angehörten.

Ich bringe endlich eine vorläufige Mitteilung über meine eigenen, einschlägigen Versuche, muß aber notgedrungen, des Verständnisses halber, etwas weiter ausgreifen, da zum Teil recht komplizierte Verhältnisse vorliegen.

Das verwendete Objekt ist der schwarz-gelbe, in feuchten Wäldern vorkommende Feuersalamander (Salamandra maculosa). Die Eigenschaften, welche den Gonadentransplantationen als Basis dienten, sind Fortpflanzungsgewohnheiten und Farbmerkmale, welche einerseits künstlich durch Anpassung an abgeänderte Umgebung hervorgerufen werden, anderseits in der Natur als konstante Rassen vorhanden sind.

Der normale Fortpflanzungsakt von Salamandra maculosa ist eine Ovoviviparität, bei der bis 70 Larven ins Wasser abgesetzt werden, welche kurz vor oder knapp nach Verlassen des Mutterleibes ihre Eihaut sprengen. Die Larven besitzen Kiemen und Schwanzflossensaum und leben monatelang im Wasser, bevor sie den vollen Ausbildungsgrad erreichen. Entzieht man den Feuersalamanderweibchen die ständige Wasseransammlung, das Bassin ihres Wohnbehälters, so gebären sie zunächst zwar auch noch Larven, die auf dem Lande zugrundegehen müssen; aber immer vorgeschrittenere Larven, bis etwa im Verlaufe der vierten Trächtigkeitsperiode ein so grosser Teil der Larvenentwicklung im Uterus durchlaufen war, daß die neugeborenen Tiere bereits zu ausschließlicher Lungenatmung und zum Landleben befähigt sind. Es werden schließlich fertige kleine Vollsalamander geboren, aber nicht die große Zahl von früher, sondern eine viel geringere, ganz zuletzt konstant nur mehr zwei, aus jedem Ovidukt einer. Das Vollmolchgebären läßt sich erblich so fixieren, daß es schließlich unabhängig vom Vorhandensein oder Fehlen eines Wasserbeckens stattfindet (Kammerer 1907). Aus dem Freileben ist keine Rasse von Salamandra maculosa bekannt, welche sich diese vorgeschrittene Viviparie ebenfalls zu eigen gemacht hätte; nur bei einer andern Art, dem schwarzen Alpensalamander (Salamandra atra), der die an passenden Laichgewässern armen Gebirgsregionen bewohnt, ist dieselbe Fortpflanzungsform wie bei den an Wassermangel angepaßten Feuersalamandern zu finden.

Ich vertauschte nun die Ovarien larven- und vollmolchgebärender Salamandra maculosa-Weibchen, welche ich aus meinen schon seit längerer Zeit geführten Kreuzungsversuchen entnommen hatte: hier waren sie noch vor Eintritt ihrer Geschlechtsreife eingesetzt worden, die Weibchen aus larvengebärender Normalzucht nur mit vollmolchgeborenen, die Weibchen aus vollmolchgebärender Experimentalzucht nur mit normal-larvengeborenen Männchen zusammengekommen. Sie konnten also nur Sperma des Männchens vom jeweils entgegengesetzten Fortpflanzungsinstinkte in ihren Sieboldschen Schläuchen (dem physiologischen Receptaculum seminis) enthalten.

Bei Kreuzung vollmolchgebärender Weibchen mit normalgeborenen Männchen wie bei Kreuzung normalgebärender Weibchen mit als Vollmolch geborenem Männchen erhält man stets eine mittlere Zahl von Larven mittelstehender Größe, in jenem Fall etwas weniger und vorgeschrittenere als in diesem.

Zwei normale Weibchen nun, welche bis dahin nur derartige intermediäre Larven geboren hatten, erhielten Ovarien von sicher vollmolchgebärenden Weibchen, welche bereits mehreremale ganz fertig entwickelte Landsalamander geworfen hatten. Die Befruchtung war, wie bereits betont, durch Sperma von vollmolchgeborenem Männchen ausgeführt. Von beiden Weibchen erhielt ich je zwei Würfe: jedesmal nur je zwei kleine Vollsalamander, wie es den Eigenschaften des Ovars und des Spermas entsprach, aber ohne jede Beeinflussung vom „larvengebärenden“ Soma.

Zwei Weibchen aus der Viviparie-Zucht, welche bis dahin in Kreuzung mit normalen Männchen vorgeschrittene intermediäre Larven geboren hatten, erhielten Ovarien von normallarvengebärenden Weibchen, welche diese Fortpflanzungseigenschaft in der Tat schon mehreremale unter Kontrolle betätigt hatten. Die Befruchtung war durch Normal-Sperma ausgeführt. Von beiden Weibchen erhielt ich je einen Wurf: ein Weibchen gebar gleichzeitig neun Larven, die eine kontinuierliche Reihe aller Entwicklungsstadien von der normalen (25 *mm* langen) bis zu verwandlungsreifen Larven bildeten; das zweite gebar sieben Larven, die auf annähernd gleicher, aber sehr vorgeschrittener Stufe sich befanden. Hier scheint also somatische Induktion auf die transplantierten Ovarialeier stattgefunden zu haben. Ausdrücklich will ich bemerken, daß ein Zurückbleiben von Resten

des angestammten Ovars ganz ausgeschlossen ist; das Ovar fällt, längs des leicht abzuhebenden Mesovariums abgeschnitten, in einem einzigen Stück sauber heraus. Ein Regenerieren glaube ich nicht nur durch diese sichere Totalexstirpation, sondern auch dadurch ausschließen zu dürfen, daß ich jedesmal, wenn bei einem Weibchen mit transplantiertem Ovar ein Wurf zu registrieren war, 2—3 einfach kastrierte Weibchen sezierte, die anstelle ihres eigenen kein anderes Ovar eingesetzt erhalten hatten; sie zeigten bis jetzt nie die Spur einer Neubildung.

Nun die Farbrassen. Hält man Salamandra maculosa — die im Wienerwald ausschließlich vorkommende, unregelmäßig gefleckte Rasse — jahrelang auf gelber Lehmerde, so bereichert sich ihre gelbe Zeichnung auf Kosten der schwarzen Grundfarbe. Zieht man die Jungen solcher stark gelb gewordener Exemplare zur Hälfte abermals auf gelber Erde, so wächst die Menge des Gelb und erscheint in breiten, regelmäßig verteilten Längsbinden; die andere Hälfte der Nachkommenschaft wird auf schwarzer Erde aufgezogen und bekommt weniger Gelb, immerhin aber viel im Verhältnis zur konträr wirkenden Umgebungsfarbe und ebenfalls in regelmäßiger Anordnung, hier in Fleckenreihen, längs der Körperseiten. Die bei den unregelmäßig gefleckten Eltern angehäuften Farbstoffe haben sich also bei den Kindern sekundär dem bilateralen Bauplane des Tierkörpers eingefügt (Kammerer 1910 a). — Zieht man schon die Elterngeneration auf schwarzer Gartenerde, so erscheint sie nach Jahren vorwiegend schwarz. Soll daher das Farbkleid einer Kontrollzucht möglichst unverändert bleiben, so muß man entweder ein Substrat gemischter Erde oder Kies oder ein solches anwenden, welches unter einer dichten Vegetationsdecke (Moos, rasenbildende Pflanzen) vollständig verdeckt ist.

Exemplare mit geschlossenen Längsstreifen, wie sie als Nachkommen unregelmäßig gefleckter Exemplare auftraten, wenn diese im Sinne eines Ueberhandnehmens des Gelb beeinflußt worden waren, kommen in manchen Gegenden (Norddeutschland, Süditalien, nach brieflicher Mitteilung Batesons in Portugal) auch im Freien vor. Züchtet man sie in Gefangenschaft, so erweist sich die gestreifte Rasse als farbenbeständig und als einfaches, typisch Mendelsches Rezessiv gegenüber der gefleckten. Hingegen erhält man aus der Paarung gefleckter und solcher gestreifter Exemplare, deren Eltern noch gefleckt gewesen waren, Inter-

mediärformen mit gestörter Symmetrie der kurzen, unterbrochenen Streifen oder der Flecken, deren reihenweise Anordnung aber stets noch kenntlich bleibt.

Ich bediente mich nun einerseits solcher gestreifter Salamander, die in der Natur gefangen worden waren, anderseits solcher, die ich durch künstliche Zucht aus gefleckten bekommen hatte, und vertauschte die Eierstöcke: setzte also gefleckten Exemplaren die Eierstöcke gestreifter, gestreiften Salamandern die Eierstöcke gefleckter Weibchen ein. Alle hiezu verwendeten Weibchen waren von klein, bevor sie geschlechtsreif waren, aufgezogen worden und dann je zur Hälfte mit Männchen des gleichen Farbentypus, zur anderen Hälfte mit Männchen des anderen Farbentypus zusammengegeben worden. Die Weibchen mit transplantierten Ovarien wurden entweder auf einer neutralen (gemischten, rein kiesigen oder ganz vegetationsbedeckten) oder endlich auf einer Bodenart gehalten, deren Farbe, um direkte Beeinflußung der Keimzellen in einer dem Anscheine somatischer Induktion günstigen Richtung auszuschließen, stets die zur Körperfarbe konträre war: stärkst gelbe Tiere — dies sind allemal diejenigen mit geschlossenen Streifen — wurden demgemäß auf schwarzer Gartenerde, Tiere mit weniger Gelb — die unregelmäßig gefleckten — auf gelber Lehmerde verpflegt. Von den zahlreichen Kombinationen, die sich nach dieser Versuchsanordnung ergeben mußten, sind aber, soweit es nicht die kurz angedeuteten Kreuzungsversuche anbelangt, sondern die Zuchtversuche mit fremdovarigen Weibchen, bis heute nur wenige gelungen, die Mehrzahl teils aus Materialmangel vorläufig unterlassen, teils mit vorzeitigem Tod aller operierten Tiere abgeschlossen und aufgeschoben worden. Gelungen sind und Nachkommen haben ergeben:

1. Geflecktes Weibchen, mit Ovarium von in der Natur gefangenem, geschlossen gestreiftem Weibchen, befruchtet von ebenso gestreiftem Männchen gleicher Herkunft. 37 Nachkommen, durchwegs geschlossen gestreift.

2. Weibchen mit geschlossenen Streifen, in der Natur gefangen, trägt das Ovar eines unregelmäßig gefleckten Weibchens, befruchtet von geschlossen gestreiftem, aus der Natur stammenden Männchen: 23 Nachkommen, durchwegs unregelmäßig gefleckt.

3. Weibchen mit geschlossenen Streifen, Produkt der künstlichen Zucht, trägt das Ovar eines unregelmäßig gefleckten Weibchens, befruchtet mit unregelmäßig geflecktem Männchen:

14 Nachkommen mit reihenweise angeordneten Flecken, deren Symmetrie etwas gestört ist, 11 Nachkommen ganz unregelmäßig gefleckt. — Ein zweites Weibchen derselben Kombination warf 31 Junge mit verschobenen Fleckenreihen, bei acht hievon kann kaum noch von Reihen gesprochen werden, sie sind daher am besten ebenfalls als „ganz unregelmäßig gefleckt" zu bezeichnen.

4. Weibchen mit geschlossenen Streifen, Produkt der künstlichen Zucht, trägt das Ovar eines unregelmäßig gefleckten Weibchens, befruchtet mit in der Natur gefangenem, gestreiften Männchen: 19 Nachkommen mit geschlossenen, streng regelmäßigen Streifen, fünf Nachkommen regelmäßig fleckreihig.

5. Weibchen mit geschlossenen Streifen, Produkt künstlicher Zucht, trägt das Ovar von unregelmäßig geflecktem Weibchen, befruchtet mit künstlich herangezüchtetem, gestreiften Männchen, Nachkommen: alle 26 mit geschlossenen, streng regelmäßigen Streifen.

In Anmerkung füge ich noch hinzu, daß die registrierte Zahl der Nachkommen überall etwas geringer ist als die Gesamtzahl der geworfenen Jungen, da etliche stets während der Larvenentwicklung zugrunde gehen.

Eine Umstimmung des eingesetzten Eierstockes, welche in der Nachkommenfarbe ihren Ausdruck findet, scheint also durch die Somata der Weibchen 3, 4 und 5 vollbracht worden zu sein. In den Fällen 1 und 2 ist das Ergebnis gerade so, als ob man das betreffende Männchen mit dem Weibchen, von welchem das Ovar ursprünglich herstammte, nicht mit jenem, welches es nach der Transplantation zu tragen bekam, gepaart hätte.

Allerdings wäre noch eine andere Deutung der Fälle 3—5 möglich, wobei die Annahme somatischer Induktion einstweilen entbehrlich erschiene: im Fall 4 könnte das implantierte Ovar einem gefleckten Heterozygoten angehört haben. Obschon mein ganzes, hiezu benütztes Material aus dem Wienerwald stammt und hier nie ein gestreiftes Tier gesehen wurde, unter den tausenden von Jungen, die ich (einschließlich der in großem Maßstabe betriebenen Freilandzuchten) aus solchen Exemplaren erhielt und mindestens bis zur Metamorphose aufzog, sich ebenfalls nie ein gestreiftes befand, ist die Möglichkeit ihrer heterozygotischen Zusammensetzung aus Gefleckt und Gestreift nicht auszuschließen. Die Kreuzung eines solchen Heterozygoten mit dem gestreiften

Rezessiv könnte dann das Resultat erklären; daß nicht gleichviele gestreifte wie gefleckte herauskamen, ist in Anbetracht der geringen und erwiesenermaßen unvollständigen Zahlen kein Hindernis dafür. Eher schon wäre der Umstand ein Hindernis, daß auch die gefleckten Tiere ihre Flecken in Reihen tragen, also Annäherung zur Streifung, aber das ist schließlich nur eine Frage der Zeichnungszusammensetzung, die wir ja nie so ganz genau kennen, um sämtliche Möglichkeiten strikte ausschließen zu dürfen. — In Fall 5 wäre das Resultat dadurch erklärt, daß die künstlich aus Fleckung umgewandelte Streifenzeichnung, wie wir aus den Kreuzungsversuchen sahen, dominant zu werden beginnt. — Fall 3 fügt sich einer solchen Ausrechnung am schwersten: immerhin könnte er aus dem Zusammentreten zweier Zeichnungsfaktoren erklärt werden, welche auf die Eltern in der Weise verteilt sein müßten, daß der eine Elter den einen Faktor, der zweite den komplementären Faktor latent tragen würde. Auf solche Art enthielten bei homozygoten Eltern alle F_1-Nachkommen beide Faktoren vereinigt, welche reihenweise Anordnung ergeben, während wenn der eine Elter ein Heterozygot mit Abwesenheit beider erforderlichen Faktoren in der Hälfte der Gameten wäre, bloß die eine Hälfte der F_1-Nachkommen gestreift-fleckig erscheinen könnte, da die andere Hälfte der Zygoten aus einer Gamete mit dem einen Faktor und einer mit Abwesenheit beider Faktoren wieder unregelmäßig gefleckte ergeben würde. Das zweite Pärchen würde dem ersteren Falle, das erste Pärchen dem letzteren Falle entsprechen. Die der unregelmäßigen Fleckung stark angenäherten acht Jungen des zweiten Pärchens könnten auf der bereits in dieser Richtung zurückwirkenden Haltung auf schwarzer Erde beruhen.

Einstweilen kommen mir diese Erklärungsmöglichkeiten, bei gänzlich unbefangener Beurteilung der Sachlage, denn doch etwas weit hergeholt vor und entschieden weit gezwungener, als die Annahme somatischer Induktion, der prinzipiell aus dem Wege zu gehen kein zureichender Grund mehr vorliegt.

In den Fällen 1, 2 mit dem für somatische Induktion negativen Befund gehört die Tragamme einer Naturrasse, welche durch zahlreiche Kontroll-Kreuzungen als farbbeständig befunden ist, an; in den Fällen 3—5 mit den zugunsten der somatischen Induktion sprechenden Befunden gehört die Tragamme einer künstlich veränderten, wahrscheinlich noch immer nicht ganz zur

Ruhe gekommenen, sondern noch in Verschiebung begriffenen Rasse an.

Also prinzipiell genau dasselbe Resultat, welches schon die Versuche mit abgeänderten und unverändert gebliebenen Fortpflanzungsgewohnheiten ergeben hatten. Wenn es erlaubt ist, aus den relativ wenigen Fällen — insgesamt 6 vollkommen, d. h. bis zur Fertilität operierter Tiere, gelungene Transplantationen, acht Geburten daraus in sieben verschiedenen Versuchskombinationen — zusammen mit der allerdings vollkommen genügenden Zahl eindeutiger Kontroll-, namentlich Kreuzungsversuche allgemeine Schlußfolgerungen zu ziehen, so ließen sie sich in folgenden zwei fundamentalen Sätzen ausdrücken:

1. Hat man es mit fertigen, beständig gewordenen Rassenmerkmalen des fremden Körpers der sogenannten Tragamme zu tun, so entspricht die Nachkommenschaft den Eigenschaften desjenigen Exemplares, von dem der Eierstock herrührt, nicht desjenigen Exemplares, in dessen Körper der Eierstock verpflanzt wurde.

2. Handelt es sich aber um erst unlängst neu hervorgerufene oder aus sonstigem Grunde nicht im dynamischen Gleichgewichte befindliche Merkmale, die am Körper der Tragamme quantitativ ab- oder zunehmen oder sich qualitativ zu verändern im Begriffe stehen, so entsprechen die Nachkommen wenigstens teilweise den Eigenschaften desjenigen Exemplares, von welchem sie in unentwickeltem Zustande getragen worden waren. Nur in diesem Falle also ging von körperlichen Eigenschaften, die noch leicht veränderlich, ihrem Besitzer gleichsam noch neu und daher ungewohnt waren, ein hinlänglich starker, formativer Reiz auf die Keimstätten aus. —

Immer in der Voraussetzung, daß künftige, wünschenswerte Vermehrung der Versuchsergebnisse damit übereinstimme, sind sie nicht bloß geeignet, die Gegensätze in den vorhin zitierten Keimmaterial-Verpflanzungen anderer Forscher aufzuheben, sondern sogar befähigt, die scheinbaren Widersprüche auszusöhnen, welche sich zwischen den Tatsachen des Mendelschen Gesetzes und denen der Vererbung erworbener Eigenschaften auftürmten.

Denn jede Bastardierung ist eigentlich eine vollkommenste, weil auf nicht operativem, natürlichen Wege stattfindende Ueber-

pflanzung von Keimstoffen. Und wir sahen, daß in einem Körper mit ganz andern Eigenschaften jene bei der Begattung hinübergelangten Keimstoffe ihre eigenen Eigenschaften mit größter Zähigkeit festhielten, daß sie immer wieder in einem gewissen Prozentsatz der Nachkommen unverfälscht zum Vorschein kamen. Wir sind möglicher-, ja mich dünkt wahrscheinlicherweise jetzt im Besitze der Erklärung hiefür: in sämtlichen Versuchen über Mendelismus handelt es sich um wohl befestigte, alte, ruhende Eigenschaften, die keinen Form und Farbe verändernden Reiz mehr aufeinander und auf den Keim ausüben. Soweit ich die Sachlage überblicke, fügen sich in der Tat alle heute bekannten Vererbungs- und Transplantationserscheinungen sehr schön, nämlich ungezwungen und restlos, dieser Hypothese, wonach nur eine neu hinzutretende Eigenschaft auf dem Reizleitungswege bis zu den Keimzellen gelangt („Translatio" — Roux 1895). Hat sie deren chemische Konstitution entsprechend verändert, anders ausgedrückt: ist sie dort definitiv einverleibt („Implicatio" — Roux 1895), so kann sie nicht mehr untergehen, auch wenn jetzt der Reiz in dem Maße abnimmt, als die neue Eigenschaft zur alten wird, als sie länger ins Eigentum ihres Erwerbers und Trägers übergegangen ist. Nur ein entgegengesetzt wirkender äußerer Faktor könnte sie noch zum Schwinden bringen, am Körper und durch dessen erneute Vermittlung im Keim. So sind die Erbeinheiten allmählich unabhängig geworden von den somatischen Merkmalen, denen sie entsprechen und die sie an jeder Generation neuerdings aus dem komplexen Chemismus des Keimplasmas zur Entfaltung bringen.

Mit dieser Erklärung stimmen auch wohl die Tatsachen der Reizphysiologie gut überein, wonach eine energetische Situation (z. B. der Druck eines Gewichtes auf meiner Hand) nur so lange als wirklicher Reiz fühlbar bleibt, so lange damit eine Veränderung jener Situation verbunden ist. Einige Zeit nachher kehren die Empfindungen in ihren Indifferenzzustand zurück. (Sobald ich mich an den auf meiner Hand lastenden gleichbleibenden Druck gewöhnt habe, fühle ich den Druck nicht mehr als solchen; erst wenn ich ein Gewicht hinzufüge, wird abermals Druckempfindung ausgelöst). Verworn (1903) definiert deshalb den Reiz als eine Veränderung äußerer Faktoren. Vielleicht könnte diese Definition noch präziser nur auf Reizempfindung angewendet, hingegen im Reiz überhaupt (mit Semon 1908) die

energetische Situation als solche, in ihrer ganzen Dauer, verstanden werden.

Ungezwungen und restlos, sagte ich, fügen sich die Tatsachen der Transplantation und Vererbung meiner Hypothese, daß nur Eigenschaften, die sich aus irgend einem Grunde außerhalb des dynamischen Gleichgewichtes zum übrigen Körper befinden, formative Reize ausüben, und daß sie selbstverständlich nur unter dieser letzteren Bedingung ihre engere oder weitere Umgebung, im günstigen Falle einschließlich der Keimstätten, beeinflußen und verändern können. Der häufigste, plausibelste Grund, der eine Eigenschaft außerhalb jenes Gleichgewichtes geraten und physiologisch reiztätig werden läßt, ist der, daß die Eigenschaft ihrerseits von physikalischen, aus der Umwelt kommenden Reizen verändert oder überhaupt neu induziert wird. Doch müßten es nicht gerade immer solche „erworbene" Eigenschaften und Eigenschaftsänderungen sein und müßte der Anstoß nicht immer von außen kommen; es ist denkbar, daß auch aus inneren Gründen, die uns oft verborgen bleiben dürften, eine Eigenschaft Fernwirkung auszuüben beginnt, von der längst keine morphogenen noch funktionellen Reize mehr ausgingen. Beispielsweise wären daraufhin Eigenschaften zu untersuchen, die durch Kreuzung in einer bis dahin noch nicht dagewesenen Kombination auf einem Organismus vereinigt wurden, oder wo Eigenschaften, die sonst nur dem einen Geschlecht zukamen, auch auf das andere übertragen worden sind, wie in dem schönen Versuch von Doncaster (1908) mit Abraxas grossulariata und dessen var. lacticolor. Allerdings entfiele dies in einem gewissen Sinne auch in die Rubrik „neue", dem betreffenden Organismus „ungewohnte", daher reizausübende Eigenschaften und fügt sich ja eben deshalb ungezwungen unserer Hypothese, obschon es hier kein physikalischer Reiz wäre, der durch einen physiologischen weitergegeben wird, sondern sogleich ein physiologischer, der durch einen anderen physiologischen Reiz abgelöst wird. Die in Rede stehende Annahme wird vielleicht in einigen wenigen Fällen gemacht werden müssen, wo echte Pfropfhybride vorliegen, sei es daß somatische Teile, sei es daß die Keimdrüsen das Pfropfreis abgeben, und es sich nicht noch sollte nachweisen lassen, daß entweder auch hier relativ neue oder abgeänderte Eigenschaften beteilt oder sogar, daß auch jene Fälle irrtümlich gewesen waren (vgl. z. B. die zahlreichen Einwände, welche

gegen die einschlägigen Resultate von Guthrie erhoben werden konnten). Denn die beschriebene Hypothese stimmt völlig mit denjenigen Vorstellungen überein, welche von jedem Pfropfreis und von jedem Träger eines solchen, welche nur alte Eigenschaften mitbringen, keinerlei gegenseitige Beeinflußung erwarten. Diese Erwartung wird daher im allgemeinen auch für jede Gonadentransplantation, welche bekannte, feststehende Rassen als Material wählt, im Sinne einer Nichtbeeinflußung der Keimzellen berechtigt sein.

Ueberall anderwärts sind irgendwelche Hilfsannahmen vollkommen entbehrlich. Dies gilt auch für zwei Kategorien von Vererbungen, bezw. Nichtvererbungen, die Semon in seiner soeben erschienenen Schrift (1910) über den gegenwärtigen Stand der Frage nach Vererbung erworbener Eigenschaften ganz entsprechend derjenigen Erklärung gedeutet hat, die ich insbesondere aus meinen vorhin geschilderten Transplantationsergebnissen ableiten mußte. Semons Deutungen beziehen sich erstens auf die Nichtvererbung von Verstümmelungen, zweitens auf die Erblichkeitsverhältnisse der Kartoffelblattkäfer (Leptinotarsa), wie sie in den bekannten Versuchen von Tower (1906) erscheinen.

Es ist wohl der Mühe wert, einige von Semons klaren, überzeugenden Sätzen wörtlich anzuführen. Semon spricht (1910, S. 12) von der sensiblen Periode der Keimzellen, deutet in einer Fußnote an, daß die Regenerationsfähigkeit des Embryos eine der Ursachen abgibt, wenn Verletzungen an den Nachkommen nicht mehr erscheinen, und fährt dann (S. 13) fort, „daß es doch ein großer Unterschied ist, ob seit dem Eintritt der Verstümmelung ein kurzer oder langer Zeitraum verflossen ist, und ob der Körper, falls er den Defekt nicht hat regulativ beseitigen können, Zeigehabt hat, sich zu akkomodieren. Jedenfalls ist es sehr wahrscheinlich, daß bald nach Setzung des Defektes die Erregungst reaktion des Körpers viel stärker ist als längere Zeit nachher".

Noch wichtiger ist Semons neue Perspektiven eröffnende Kritik der Towerschen Versuche. Ehe ich diese Stellen anführe, welche sich bezüglich ihrer Vorstellung von den Reizwirkungen mit meinen hypothetischen Anforderungen an die Bedingungen der somatischen Induktion decken, muß ich wohl des Verständnisses halber die Towerschen Versuche selbst knapp

besprechen, obschon ihre Kenntnis gegenwärtig durch häufige Referate und Zitate bereits ziemliche Verbreitung erlangt hat.

Tower (1906) untersuchte den Einfluß verschiedener äußerer Faktoren auf die Färbung der Kartoffelkäfer und ihrer Entwicklungsstufen, wobei sich Temperatur- und Feuchtigkeitsextreme als besonders wirksam erwiesen. Das empfindliche Stadium, in welchem einzig und allein die Färbung des Käfers gleicher Generation beeinflußt werden kann, ist die Puppe. Ließ Tower die äußeren Faktoren nur auf frühere Stadien, also auf abgelegte Eier und Larven, einwirken, so erhielt er veränderte Larven, aber die aus ihnen hervorgehenden Käfer waren unverändert und ebenso ihre Nachkommen. Ließ Tower die äußeren Faktoren auf die Puppen einwirken, so erhielt er veränderte Käfer, und zwar Abänderungen, wie sie als Rassen auch im Freien gefunden werden; trotzdem waren die Nachkommen dieser veränderten Käfer unverändert, die von den äußeren Faktoren Hitze, Kälte, Trockenheit, Nässe u. s. w. hervorgebrachten Veränderungen erwiesen sich bei dieser Versuchsanordnung als nicht erblich. Endlich ließ Tower die gleichen Faktoren auf den Käfer selbst einwirken, welcher, da fertig ausgefärbt, sich unter ihrem Einfluße nicht mehr veränderte; die normal aufgezogene Nachkommenschaft aber dieser in ihrem Aeußeren unverändert gebliebenen Käfer zeigte sich nunmehr erblich beeinflußt und zwar genau in demjenigen Sinne, welcher den auf die vorige Generation scheinbar vergebens angewendeten Faktoren entsprach. Diese merkwürdigen Erblichkeitsverhältnisse finden ihre befriedigende Erklärung in den Reifungsverhältnissen der Geschlechtsprodukte. Eier und Samen der Käfer beginnen nämlich erst dann reif zu werden, wenn die Käfer bereits vollständig fertig ausgebildet, ausgewachsen und ausgefärbt sind. Vor dieser Zeit erweist sich die unreife Keimdrüse als nicht beeinflußbar, wohl aber der unfertige übrige Körper; und von dieser Zeit ab läßt sich zwar der fertige Körper nicht mehr beeinflußen, wohl aber die jetzt erst herangereiften und empfänglichen Keimzellen. Für die Kontrolle dieser Verhältnisse ist weiter die Eigentümlichkeit der Blattkäfer sehr günstig, daß ihre Eier partienweise, in zeitlich getrennten Schüben, zur Reife und Ablage gelangen, nicht alle auf einmal. Lebt nun der Käfer während der ersten Reifungs- und Ablageperioden unter den Experimentalbedingungen und wird während späterer Reifungsperioden in normale Bedingungen

zurückversetzt, so sind die Käfer, welche den ersten Eiportionen ihre Entstehung verdanken, entsprechend abgeändert, diejenigen aber, welche den restlichen, bei gewöhnlichen Lebensverhältnissen herangereiften Eiern entstammen, gleichen der typischen Form.

Diese glückliche T r e n n u n g d e r B e e i n f l u s s u n g s p e r i o d e n für Merkmale derselben und für Merkmale der folgenden Generation, derzufolge einmal nur das somatische, ein andermal nur das Keimplasma verändert erscheint, hat Tower selbst (1906), Lang (1909), Ziegler (1910) und andere dazu verleitet, die somatische Induktion bei Vererbung erworbener Eigenschaften zugunsten der direkten oder Parallelinduktion des Keimplasmas überhaupt ausschließen zu wollen. Auch ich bin der Suggestion erlegen, welche Towers ungemein saubere, übersichtlich dargestellte, vielfach ziffern- und tabellenmäßig belegte Versuchsführung auf den Leser ausüben muß, und habe mich in einem Vortrage (1910 b) zu der voreiligen, allerdings nur auf den Towerschen Fall gemünzten Bemerkung hinreißen lassen: es sei der direkte physikalische Weg zu den Keimstoffen, nicht der indirekte physiologische Weg von sonstigen körperlichen Veränderungen zu Keimesveränderungen, welchen die Einflüsse der äußeren Welt einschlagen, wenn sie erbliche Eigenschaften hervorrufen. Noch jetzt halte ich es durchaus nicht für ausgeschlossen, daß manchmal oder häufig, wenn wir individuell erworbene Eigenschaften der Eltern bei den Nachkommen wiederauftauchen sehen, es sich bei den letzteren nicht um somatogene, sondern um blastogene Eigenschaften handelt, welche nur eben gleichzeitig und gleichsinnig wie die entsprechenden somatogenen Eigenschaften der Eltern durch direkte Beeinflussung der Keimzellen entstanden sind. Aber die Towerschen Versuche sind nicht beweisend dafür; und hier eben setzt die berechtigte Kritik Semons ein:

„Die somatische Modifikation“, schreibt Semon auf Seite 62 seiner oben zitierten neuen Schrift (1910), „ist doch vorhanden, wenn die sensible Periode der Keimzellen eintritt. Warum übt sie alsdann nicht die entsprechende Wirkung auf die jetzt reizempfänglich gewordenen Keimzellen aus? Die Antwort ist leicht genug: weil zu dieser Zeit von der betreffenden somatischen Bildung keinerlei Reiz ausgeht. Tower und Lang vergessen ganz, daß von den Vertretern der somatischen Induktion doch immer eine I n d u k t i o n, eine R e i z w i r k u n g vorausgesetzt wird. Gerade in diesen

Towerschen Fällen ist aber überhaupt jegliche Möglichkeit einer von der Färbungsmodifikation ausgehenden Reizwirkung ausgeschlossen. Denn diese Modifikationen bestehen in Pigmentablagerungen in der äußeren Cuticula, welche keine Porenkanäle besitzt und also in ihrer Tiefe, wo sich die Pigmentablagerungen befinden, außer jeder reizleitenden Verbindung mit der reizbaren Substanz des Organismus mitsamt seinen Keimzellen steht. Von dem Vorhandensein anderer morphologischer Merkmale als gerade der von Tower berücksichtigten können allerdings sehr wohl Erregungen ausgehen . . . . es liegt in der Natur der Sache, daß diese, ich möchte sagen, chronischen Erregungen sehr viel schwächer sind als die durch äußere Reize induzierten, mehr akuten Erregungen, die zur Schaffung neuer morphologischer Merkmale führen, wie z. B. Hitzereize, die Erregungen auslösen, welche zur Ausbildung vergrößerter Schweißdrüsen führen. Eine solche Induktion bedingt natürlich viel kräftigere Erregungen, und diese werden naturgemäß ungleich stärker auf die Keimzellen einwirken, als die vom bloßen Vorhandensein vergrößerter Schweißdrüsen ausgehenden morphogenen Erregungen. Besonders wird dies dann der Fall sein, wenn sich mit dem Vorhandensein nicht auch noch funktionelle Reize, wenn sich mit den morphogenen Erregungen nicht auch funktionelle verbinden, ein Zustand, der dann gegeben ist, wenn wir z. B. derartige Tiere in kühlen Räumen halten.“

Hiermit sind die Schlußfolgerungen, welche ich aus meinen Transplantationsergebnissen ziehen mußte, eigentlich fast ihrem ganzen Umfange nach ebenfalls bereits ausgesprochen und prinzipiell gleichlautend aus einer ganz anderen Kategorie von Tatsachen gezogen. Und es ergibt sich aus Semons Darstellung die weitere Warnung oder Anregung, wie genau jedes einzelne Merkmal auf seine morphologischen, hier namentlich histologischen Qualitäten untersucht werden muß, damit seine Eignung zur Reizausübung beurteilt werden kann. Die chitinige Cuticula hat ihre Farbmerkmale individuell neu verändert, sie sollte also den Anforderungen des formativen Reizleitungsvermögens genügen, und doch tut sie es aus einem rein sekundären, äußeren Grunde nicht: zufolge ihrer besonderen histologischen, apoplasmatischen, sozusagen extrasomatischen Beschaffenheit.

Letzteres kommt auch darin zum Ausdruck, daß die Towerschen Experimentformen, welche, wie bereits erwähnt, mit

Rassen der ähnlich wie im Experiment beschaffenen Freiland-Lokalitäten übereinstimmen, in der Kreuzung mit ihren Stammformen den Mendelschen Spaltungsregeln folgen, was eine ganz frisch erworbene, wirklich neue Eigenschaft oder Veränderung unserer Hypothese nach nicht tun dürfte. So sahen wir ja auch bei meinen Salamandern, daß das Resultat verschieden ausfällt, je nachdem, ob ich gestreifte Tiere zur Zucht verwende, denen das Merkmal der Streifung neu aufgeprägt worden ist, oder solche, bei denen es bereits aus der Natur herstammt. Bei Tower aber bleiben die Erblichkeitsverhältnisse in der Kreuzung dieselben, ob die Formen im Experiment gewonnen oder in der Natur gesammelt worden waren. Bei Kreuzung von Leptinotarsa decemlineata mit der Unterart Pallida ist dominant die Grundform decemlineata, sie tritt also in erster Mischlingsgeneration ausschließlich, in zweiter zu ³/₄ auf; das restliche Viertel der zweiten Filialgeneration wird durch die abweichende Form pallida eingenommen, welche sonach die rezessive Eigenschaft repräsentiert und bei Inzucht tatsächlich rein weiterzieht. Ebenso zieht das eine von den drei decemlineata typica-Vierteln rein weiter, während die übrigen zwei decemlineata-Viertel in dritter Filialgeneration abermals die Spaltung in ³/₄ decemlineata typica und ¹/₄ reine decemlineata var. pallida ergeben u. s. f. Ganz analog verlief die Kreuzung einer anderen Spezies, Leptinotarsa multitaeniata, mit ihrer Varietät melanothorax.

Noch ein sehr wichtiges Moment tritt hinzu, welches das reine Mendelsche Verhalten der Towerschen Experimentformen, obwohl sie frisch erzeugte Veränderungen aufweisen, verständlich erscheinen läßt. Wenn Tower die Stammformen den jeweiligen abnormen Bedingungen des Experimentes aussetzt, so erhält er nicht etwa jedesmal nur eine bestimmt geartete Aberration, die zu den einwirkenden äußeren Faktoren in eine spezifische Beziehung gebracht werden könnte, sondern immer gleich eine wechselnde Zahl aller möglichen Varietäten, und zwar nur solcher, die auch aus dem Freileben bekannt sind. Setzte er z. B. Leptinotarsa decemlineata extrem hohen Temperaturen (35 Grad C.), Trockenheit (5 % unter dem Durchschnitt der freien Natur) und niederem Luftdruck aus, so gehörten von 96 bis zur Imago herangezogenen Käfern 82 der var. pallida, 2 der var. immaculothorax und 12 dem unveränderten Typus decemlineata an. Bei Fortführung des Versuches lieferten diese typischen decemlineata unter

erneutem Einflusse von Hitze und Trockenheit 20 decemlineata, 23 pallida, 5 immaculothorax und 16 albida. Analog verlief wieder dasselbe Experiment mit Leptinotarsa multitaeniata, wo die dunkle Varietät melanothorax und die rötliche Var. rubicunda gleichzeitig und unter gleichen Bedingungen auftraten. Diese Begleitumstände machen es mehr als wahrscheinlich, daß die künstlich erzielten Abänderungen nicht direkt den künstlichen Bedingungen zu verdanken waren, sondern daß diese nur als indirekte Auslösungsfaktoren wirkten. Die heftigen physikalischen Reize haben nur bewirkt, daß (um es mit Johannsenschen Terminis zu sagen) der Phänotypus decemlineata, bezw. multitaeniata in seine einzelnen Biotypen zerfiel (wovon je einer den Phänotypen gleicht), aber die physikalischen Reize haben diese Biotypen nicht erst schaffen müssen. Das sieht man ja auch an ihrem unvermittelten, plötzlichen Auftreten, daran, daß sie gleich in maximalem Ausmaße auftreten, zu keinerlei Fluktuation, weder zur Steigerung noch zur Schwächung fähig sind, während beispielsweise in meinen Versuchen der Ausbildungsgrad eines willkürlich induzierten Merkmals genau dem Intensitätsgrad einwirkender Faktoren und ihrer Wirkungsdauer parallel geht.

Die vorstehende Analyse erleichtert uns nunmehr endlich noch die richtige Würdigung eines weiteren Falles, wo erworbene Eigenschaften sich dem Mendelschen Prävalenzschema eingliederten. Dieser Fall stammt von mir selbst (1910 a) und betrifft die eiertragende oder Geburtshelferkröte (Alytes obstetricans). Auch hier ist es offenbar keine neue, sondern eine alte, atavistische Eigenschaft, welche die Experimentalbedingungen aus ihrer Latenz nur zu reaktivieren brauchen, und daraus erklärt es sich, daß sie gleich mit einer genügenden Festigkeit, einer derartigen Stabilität auftritt, daß einerseits ihre physiologische Reizübertragung auf das Keimplasma bald aufhört (wenn nicht hier, wofür manches spricht, überhaupt direkte Beeinflussung der Keimzellen vorliegt), anderseits das (sei es direkt, sei es indirekt einmal erreichte und veränderte) Keimplasma die reaktivierte Eigenschaft auch in der Kreuzung mit der entsprechenden unverändert gebliebenen Eigenschaft nicht mehr einbüßt.

Die Grundzüge meines diesbezüglichen Versuches sind folgende:

Die meisten Froschlurche legen ihre kleinen, dunkelfarbigen, nach hunderten zählenden Eier, welche durch eine Gallertschicht

umgeben und zu Klumpen oder Schnüren vereinigt sind, ins Wasser ab, wo die Gallertschicht alsbald mächtig aufquillt. Nach der Ablage und Befruchtung bleiben die Eier sich selbst überlassen, die Elterntiere entfernen sich. Die frisch ausgeschlüpften Jungen haben noch gar keine besonderen Atmungswerkzeuge; bald bekommen sie äußere Kiemen, die wieder rückgebildet werden und inneren Kiemen Platz machen. Noch wochenlang bleibt die Froschlarve fußlos; sie erhält zuerst ihre rückwärtigen, dann ihre vorderen Gliedmaßen, worauf noch der Schwanz verschrumpft, die engen Hornkiefer durch das weitgespaltene Froschmaul ersetzt werden und der kleine Frosch ans Land hüpft. Hievon macht aber die eiertragende Kröte eine in Europa einzig dastehende Ausnahme. Sie legt nur 18—83 verhältnismäßig sehr große, weil dotterreiche Eier, deren Gallerthülle sie zu einer Schnur verbindet, auf dem Lande ab, wo die Gallerthülle nicht quellen kann. Das väterliche Tier leistet seinem Weibchen Geburtshilfe, indem es ihm die Eierschnur aus der Kloake zieht; an der Eierschnur selbst leistet es Brutpflege, indem es sie um seine Hinterschenkel wickelt und solange mit sich herumträgt, bis die Larven — gelegentlich eines der häufigen Bäder ihres Erzeugers — ins Wasser ausschlüpfen. Das tun sie aber erst auf dem zwar noch fußlosen, aber schon mit inneren Kiemen versehenem Stadium: das Stadium ohne und das ihm folgende mit äußeren Kiemen werden noch im Ei durchlaufen. Die weitere Entwicklung wird der Regel nach absolviert: zweibeinige, vierbeinige Larve, Schrumpfen des Schwanzes und Aufenthaltswechsel der fertigen Kröte vom Wasser zum Land.

Hält man aber die zeugungsfähigen Geburtshelferkröten bei einer ständigen hohen Temperatur von 25—30 Grad C., so geben sie die soeben geschilderte Brutpflege vollständig auf. Die ihnen ungewohnte Hitze veranlaßt sie nämlich, in dem ihnen stets zur Verfügung stehenden Wasserbecken Kühlung zu suchen; hier finden sich die Geschlechter, ebenhier finden daher Begattungen und Eiablagen statt. In dem Augenblicke aber, als die Gallerthülle jetzt mit Wasser in Berührung tritt, quillt sie auf, verliert dadurch ihre Klebrigkeit und selbstredend ihre Eigenschaft, sich später beim Eintrocknen, welches eben hier nicht statthat, um die Schenkel des Männchens fest zusammenzuziehen; macht es also dem Männchen unmöglich die Laichschnur auf seinen Hintergliedmaßen zu befestigen. Die

Eierschnur bleibt deshalb im Wasser liegen, wo sich trotzdem etliche Eier zu entwickeln vermögen. In dem Maße, als das Aufsuchen des Wassers und dortige Erledigung eines Fortpflanzungsaktes ohne Brutpflege zur Gewohnheit wird, so daß sich die Tiere schließlich auch ohne den Zwang einer übermäßig hohen Temperatur ebenso benehmen, in dem Maße treten auch an den Eiern und Larven gewisse Veränderungen auf, welche weiteren Rückannäherungen zur ursprünglichen Fortpflanzungsform der Froschlurche entsprechen. Die Zahl der Eier und ihre Fähigkeit, sich unter Wasser zu entwickeln, hat ansehnlich zugenommen; ihr Dotterreichtum und damit auch ihre Größe sowie die Helligkeit ihrer Dotterfarbe hat abgenommen. Nur dank der gequollenen Hüllen erscheinen sie ebenso groß wie früher. Aus ihnen schlüpfen die Larven auf zeitigerem Stadium aus, nämlich solange sie noch die äußeren, noch nicht (wie für Alytes normal) schon die inneren Kiemen haben.

Ich brachte eine Partie derartiger Wassereier gleich nach ihrer Ablage in normale Bedingungen zurück, in einen Raum, wo sich auch die Kontrollzucht befindet und dauernd normal bleibt. War die Fortpflanzungsanpassung bei den Eltern schon fixe Instinktvariation gewesen, so ließ auch ihre Vererbung an Deutlichkeit nichts zu wünschen übrig: die geschlechtsreif gewordenen jungen Geburtshelferkröten suchten nach Eintritt ihrer ersten Eierlegeperiode freiwillig das Wasser auf und legten dort ihre aus zahlreichen, kleinen, dunkelfarbigen Eiern bestehenden Laichschnüre ab, ohne sich um deren ferneres Schicksal zu bekümmern (Kammerer 1909).

Die Kreuzungsversuche selbst nun, welche ich darstellen wollte und zu deren Verständnis ich den bisherigen Bericht über die dazugehörigen Vorversuche nur als Einleitung gebraucht hatte, waren ursprünglich angestellt worden mit Rücksicht darauf, daß der Brutpflegeinstinkt oder dessen Ausbleiben bei der Geburtshelferkröte auf das Männchen beschränkt ist, während Beschaffenheit und Entwicklungsrichtung des Eies Eigenschaften sind, welche in letzter Linie überall dem weiblichen Körper entstammen. Ich versprach mir deshalb von jenen Kreuzungen, welche in einiger Beziehung an diejenigen von Correns mit Bryonia alba und Bryonia dioica erinnern, irgendwelche Aufklärung über Momente, welche das Entstehen der sekundären Geschlechtscharaktere, zu denen der Brutpflegeinstinkt wohl gerechnet werden muß, oder

gar die Bestimmung und Vererbung des Geschlechtes selbst erklären könnten. In der Tat ist ein Beitrag zu ersterem Problem in Gestalt des eigentümlichen, sogleich zu beschreibenden Dominanzwechsels geliefert worden, was uns aber hier nicht weiter angeht, da wir von dieser einen Komplikation abgesehen ganz regelmäßige Mendelsche Vererbungschemata vor uns sehen.

Ich kreuzte in dem einem Falle normales Männchen mit abgeändertem Weibchen. Die aus dieser Paarung hervorgehenden Jungen erwiesen sich gelegentlich ihrer ersten Laichperiode samt und sonders als normal, die Männchen brutpflegend, die Weibchen landlegend. Ich dachte mir vorerst nichts anderes, als daß die Instinktvariation, infolge Hinzuziehung des normalen Männchens in der Elterngeneration, endgiltig erloschen sei. Allein sie kam in der Enkelgeneration fast genau bei einem Viertel der Nachkommen wieder zum Vorschein; die übrigen Viertel dieser zweiten Nachkommengeneration sind normal.

Die umgekehrte Kreuzung, normales Weibchen mit abgeändertem Männchen, hatte folgendes Ergebnis: die erste Nachkommengeneration hält sich abermals ausnahmslos an das Muster des Vaters, trägt sohin in sämtlichen Individuen die vom Experiment hervorgerufene Fortpflanzungsveränderung zur Schau, die Weibchen wasserlegend, die Männchen nicht brutpflegend. Die zweite Nachkommengeneration ist zu einem Viertel normal, zu restlichen drei Vierteln verändert.

Das ist eine Zusammenfassung des Versuches ohne alle Details. Da ich aber von Fachgenossen, besonders Mendelianern, welche durch die beschriebenen Ergebnisse überrascht waren, denen sie aber nur in der vorläufigen Mitteilung (1910 a) zugänglich waren (als welche ich sie dem Salzburger Naturforscher kongreß vorgetragen hatte), oft um die Details, besonders um die Ziffernbeträge der F_1- und F_2-Nachkommen, ersucht worden bin; da ferner noch geraume Zeit verstreichen dürfte, bis ich alle übrigen, dazugehörigen und im Gange befindlichen Kreuzungsversuche abschließen und ausführlich publizieren kann (was mit den an unserer Anstalt durchgeführten Arbeiten stets in Rouxs Archiv für Entwicklungsmechanik der Organismen geschieht), so will ich im folgenden wenigstens einige von den vorliegenden und leichter übersehbaren ziffernmäßigen Details mitteilen. Zur Beurteilung, wie die Verhältniszahlen der Mendelschen Regel in unserem Alytes-Falle überhaupt erhoben werden können, ist

es durchaus nötig, das Benehmen der Geschlechter bei der Kopulation zu berücksichtigen. Bekanntlich steigt das Anurenmännchen seinem Weibchen auf den Rücken und umklammert es, indem es seine Daumen bald um die Lenden, bald in die Achselgrube des Weibchens einstemmt; dem letzteren obliegt es, für die eigentliche Lokomotion zu sorgen: das Männchen bewegt sich wohl und strampelt mit den Hinterbeinen, ist aber im übrigen ein ganz passiver Reiter, zum Unterschiede von den Erdsalamandern unter den Urodelen, wo bei der Kopulation das Männchen unten zu liegen kommt und sein Weibchen zum Gebärplatz schleppt.

Die Analyse, ob der Wille des Männchens oder des Weibchens für die Wahl des Laichplatzes entscheidet, ist in sämtlichen normalen Fällen überflüssig, da Männchen und Weibchen ohnehin von den gleichen Absichten bewegt werden. Auch bei den in Richtung des Aufgebens der Brutpflege beeinflußten Geburtshelferkröten herrscht Einigkeit zwischen den Geschlechtern: beide streben sie ins Wasser. Bei der Kreuzung jedoch zwischen nicht brutpflegenden und wasserlegenden Geburtshelferkröten einerseits, brutpflegenden und landlegenden anderseits entsteht hinsichtlich jenes Instinktes ein Widerstreit, der, wie gesagt, mit dem Siege des Weibchens endigen muß, meist ohne daß es seitens des tollbrünftigen Männchens zu ernstlicher Gegenwehr kommt. Folgende Fälle sind die häufigsten: Kreuzung von brutpflegendem (normalem) Männchen mit wasserlegendem Weibchen: die Männchen bleiben auf dem Lande und überraschen die Weibchen auf ihrer Wanderung ins Wasser; die Kopulation beginnt zu Lande, aber meist erreicht das Weibchen mit dem auf ihm reitenden Männchen das Wasser, ehe Eier aus der Kloake treten. Sind Weibchen durch die gleichsam eine Vorpostenkette bildenden Männchen ins Wasser entkommen, so finden sie dort keinen Gatten und verlassen es deshalb schließlich, um entweder nicht mehr zur Ablage und Befruchtung zu gelangen oder doch noch ein brünftiges Männchen anzutreffen, mit dem sich das Spiel, d. h. gewaltsame Rückkehr ins Wasser, wiederholt. Kreuzung von nicht brutpflegendem Männchen mit landlegendem (normalem) Weibchen: die Männchen sind ins Wasser vorausgeeilt, wohin ihnen kein Weibchen nachkommt. Deshalb verlassen sie es wieder und überfallen die auf dem Lande hockenden Weibchen, welch letztere sich mit ihnen erst recht vom Wasser entfernen.

Am 29. August 1906 wurden acht Alytes-Pärchen isoliert. Vier Pärchen setzten sich folgendermaßen zusammen: das Männchen rührte aus der normalen Stammzucht her, das Weibchen aus der Zucht des 25—30 Grad-Raumes, wo die Männchen keine Brutpflege mehr ausüben und beide Geschlechter zum Laichen das Wasser aufsuchen, wo ferner, da dieses Verhalten schon engraphisch fixiert war, auffallend viele und kleine Eier abgelegt wurden. Daß sich dieses Merkmal in Reinzucht mit Männchen aus derselben Versuchsreihe vererbt, haben wir vorhin bereits gesehen. Die vier anderen Pärchen sind reziprok ausgewählt: je ein normales Weibchen aus der Garten-Stammkultur, das Männchen aus der Warmzucht ohne Brutpflege.

Wir betrachten im folgenden nur je eines von diesen Pärchen, und zwar der Reihe nach jedes für sich. Zuerst dasjenige, wo das Männchen normal war. Selbstverständlich belud es sich (und zwar noch am Abend des Isoliertages) mit den Eiern, die es seinem Weibchen abgenommen hatte und welche mit ihren $2\frac{1}{4}$ *mm* Durchmesser dotterärmer waren als ein auf dem Lande zu zeitigendes Alytes-Ei es sein soll. Die Schnur enthielt die für Alytes enorme Menge von 112 solcher Eier. Es zeigte sich, daß sie, die ja eigentlich fürs Wasser bestimmt waren (wo die Kopulation auch stattgefunden hatte, aber das Männchen war sogleich mit seiner Bürde herausgeklettert), tatsächlich in der Luft nicht mehr so gut fortkamen, als wünschenswert erschien, denn nur aus 49 wurden die Larven gewonnen, von letzteren nur 29 glücklich zu geschlechtstüchtigen Vollkröten großgezogen; immerhin eine Ziffer, die dem Ausfall der vom 27. September bis 2. Oktober 1907 vor sich gehenden Erstlingslaichperiode dieser Generation eine zuverlässige Basis gab. Von jenen 29 Exemplaren waren 17 weiblichen, 12 männlichen Geschlechtes. Bei der Paarung untereinander ließ es sich leicht bewerkstelligen, daß fünf Männchen je zwei Weibchen befruchteten und sich mit Doppel-Laichpaketen beluden (ein Fall, der auch im Freien des öfteren beobachtet wurde); denn ein der Norm entsprechendes Beladen fand durchwegs statt, auch hatten alle Eier normale Größe ($3\frac{1}{2}$—4 *mm* Durchmesser), die Eierschnur hatte die normale Zahl von einzelnen Laichkörnern (23—38).

Ich dachte, wie gesagt, nicht anders, als die Instinktvariation und die daraus entspringende abweichende Zahl und Beschaffenheit

der Eier sei infolge Hinzuziehung des normalen Männchens in P endgiltig erloschen. Doch isolierte ich 100 von den Jungtieren, die ich aus im ganzen 621 Eiern der ersten Mischlingsgeneration aufgezogen hatte, behufs Erzielung einer zweiten Generation von Mischlingen. Von jenen Jungen starben in den beiden dazwischen liegenden Wintern etwa die Hälfte; wenigstens erschienen aus den Winterquartieren und beteiligten sich an der Fortpflanzung, welche vom 26. April 1909 abends bis 28. April früh vor sich ging, nur 44 Mischlinge zweiter Generation, zufällig gleich viel Männchen als Weibchen. Es gab im ganzen 22 Eierschnüre mit folgenden Eimengen darin: 18, 19, 19, 21, 21, 23, 23, 24, 25, 25, 27, 27, 27, 28, 28, 35, 44; 88, 90, 101, 104, 105. In den ersten 15 Eierschnüren maßen die Laichkörner 4, in den folgenden zwei maßen sie $3^1/_2$, in den letzten fünf $2^1/_4$—$2^1/_2$ *mm* Durchmesser. Von den 22 Männchen beluden sich 16 mit den Eierschnüren, vier ließen sie liegen, zwei versuchten zuerst, die Schnur zu tragen, um sie alsbald ebenfalls abzustreifen. Jene 17 Weibchen, welche normal ($3^1/_2$—4 *mm*) große Eier legten, taten dies anscheinend auf dem Lande; hingegen gingen die restlichen fünf, zum Zwecke der Ablage ihrer viel kleineren Eier, ins Wasser. Ob die Wahl des Laichplatzes sich wirklich völlig mit der Beschaffenheit der Eier deckt, kann ich nicht sicher aussagen, da die Verteilung jener sich verschieden verhaltenden Weibchen an die sich ebenfalls verschieden verhaltenden Männchen natürlich nicht in der Weise zustande kam, daß je ein wasserlegendes Weibchen mit einem nicht brutpflegenden Männchen und je ein landlegendes Weibchen mit einem brutpflegenden Männchen kopulierte. Vielmehr erfolgte die geschlechtliche Auslese ganz unabhängig hievon und ganz gemischt, so daß Pärchen zusamenkamen, die in ihren Neigungen zueinander paßten, aber auch Pärchen, wo das Weibchen sein widerstrebendes Männchen ins Wasser schleifte, bezw. in einem anderen Falle ihm nicht ins Wasser folgen wollte. Entscheidend bleibt zwar, wie vorhin des längeren ausgeführt, während Kopulation und Ablage der Wille des Weibchens; aber Männchen, die wider Willen ins Wasser geraten waren, hatten nichts eiligeres zu tun, als mit ihrer Last, die wegen Gallertquellung bereits in Verlustgefahr schwebte, das Trockene zu gewinnen, — und Männchen, die von ihren Weibchen wider Willen ans Land entführt worden waren, bekümmerten sich hier nicht weiter um den herausbeförderten Laichballen.

Wir haben nunmehr den Stammbaum des zweiten Alytes-Pärchens, desjenigen, wo das Weibchen normal, das Männchen nicht brutpflegend war, durch zwei Mischlingsgenerationen zu verfolgen. Am 30. August 1906 schleppte das landlegende Weibchen sein ins Wasser strebendes Männchen weit vom Bassin weg, wo schließlich die Kopulation vor sich ging. Die abgelegten Eier, vom Männchen natürlich sofort im Stiche gelassen, erwiesen sich als normal hinsichtlich Größe (4 *mm*) und Zahl (30). Aus 28 Eiern schlüpften die normal gebildeten Larven aus, 20 erwuchsen zu zeugungsfähigen Vollkröten, 11 Männchen, 9 Weibchen. Ihre Erstlingslaichperiode fällt in den Anfang des März 1908: zwei Männchen bleiben beschäftigungslos, die übrigen neun entbinden ihre neun Weibchen von sehr kleinen (2½ *mm*) und sehr zahlreichen (95—103) Eiern. Das Laichen findet im Wasser statt, welches beide Geschlechter einmütig aufgesucht hatten, und die Eier entwickeln sich in der wiederholt beschriebenen, Wassereiern zukommenden Art. Daraus, daß kaum welche zugrunde gehen, erkennt man, daß das Medium, in welchem sie sich entwickeln, das ihnen zuständige geworden. Ich isolierte 100 von den im ganzen gewonnenen 889 Eiern, 94 hievon ergaben Larven, 78 Vollkröten, 52 erreichten die Geschlechtsreife, die mit erster Laichperiode Ende April 1909 eintrat. Es waren 32 Männchen und 20 Weibchen. Zwölf Männchen gingen also leer aus, die übrigen kopulierten, und es gab 20 Eierschnüre mit folgenden Eizahlen darin: 100, 99, 97, 96, 96, 94, 94, 93, 91, 91, 91, 88, 85, 77, 75; 27, 25, 24, 16, 15. In den ersten 15 Eierschnüren maßen die Laichkörner 2½, in den letzten 5 maßen sie 4 *mm* Durchmesser. Von den 20 zur Kopulation zugelassenen Männchen ließen 14 die Eierschnüre liegen, ein Männchen machte den bald wieder unterlassenen Versuch, die Schnur aufzunehmen, eines trug sie zirka eine Woche lang, um sie dann doch zu verlieren, die restlichen vier trugen das Paket bis zur Ausschlüpfreife der Larven. Hinsichtlich der Wahl des Laichplatzes ist abermals wegen gemischter Sexualauslese keine gute Uebersicht zu erlangen, aber unverkennbar zeigt sich die Tendenz, die kleinen zahlreichen Eier ins Wasser, die wenigen großen auf die Erde abzulegen.

Es waren nicht nur die eben besprochenen zwei, sondern acht Pärchen, vier mit normalen Männchen, vier mit normalen Weibchen, hinsichtlich ihrer Mischlingsnachkommenschaft zur

Beobachtung gelangt. Es verbleiben also die Ergebnisse von sechs Pärchen noch zu berichten, was nicht mehr mit allen Details, sondern nur zusammenfassend zu geschehen braucht. Ein Pärchen mit normalem Männchen und zwei mit normalem Weibchen ließen nur eine erste Generation von Mischlingen aus sich hervorgehen, welche hinsichtlich weiterer Fortpflanzung versagte. Sie zeigt wie in obigen Resultaten die unbestrittene Dominanz der Merkmale väterlicherseits. Die F_2-Generation des restlichen Pärchens mit normalen Weibchen begann anfangs Mai 1909 abzulaichen, das Resultat waren auch wieder genau nur $^1/_4$ Schnüre (7) mit großen und an Zahl geringen, $^3/_4$ Schnüre (21) mit kleinen und zahlreichen Eiern; wenige Schnüre erblickte man um die Schenkel der Männchen gewickelt, die meisten lagen lose im Wasser. Von den beiden Pärchen mit normalen Männchen liegt die zweite Mischlingsgeneration in Gestalt der zu Ende abgelegten Eier fertig vor: es sind 19 Schnüre mit den bekannten, ansehnlichen Dimensionen und geringfügigen Mengen der normalen Eier, 7 Schnüre mit kleinen zahlreichen Eiern. Und es sind 17 Männchen, welche die Schnüre (z. T. doppelte) tragen, 6 Männchen, welche sie fallen ließen. —

Eine andere Anpassungs- und Vererbungsreihe an Alytes, welche ich ebenfalls später zu Kreuzungszwecken ausnützte, hatte folgenden Verlauf: Bewirkt man durch Wärme, daß alle Entwicklungsstufen im Ei rascher absolviert werden, durch Lichtabschluß und relative Trockenheit, daß die motorischen Reaktionen des Ausschlüpfens sich verzögern, so erhält man riesige Eier, in denen die Embryonen liegen bleiben, bis sie gut ausgebildete Hinterbeine besitzen. Die aus ihnen herangezogenen Kröten bleiben zwerghaft, wahrscheinlich weil die Zellvermehrung und damit das gesamte Wachstum durch die verkürzte und mangelhafte Tränkung der Gewebe mit Wasser gehemmt ist. Die Eier, welche die Zwergkröten legen, sind ganz besonders gering an Zahl und nun schon von vornherein ungemein reich an Dotter, noch viel reicher, als ohnehin die gewöhnlichen, und es gewährt einen seltsamen Anblick, ein verzwergtes Männchen an den sehr wenigen, sehr großen Eiern Brutpflege ausüben zu sehen. Hatte man die Versuchsbedingungen auf diese Generation fortwirken lassen, so kamen abermals Larven mit vollkommen entwickelten Hinterbeinen zum Vorschein; hatte man sie aber in normale Temperatur-, Feuchtigkeits- und Beleuchtungsbedingungen

zurückgebracht, so gelangten Larven mit stummelförmigen Hinterbeinen zum Ausschlüpfen (Kammerer 1909).

Hier liegt, wenn man sich nicht auf einen extremen und offenbar unhaltbaren Standpunkt stellen und Alytes von tropischen Anuren mit direkter Entwicklung (wie bei Hylodes martinicensis, Rana opisthodon etc.) ableiten will, kein atavistisches, sondern ein wirklich neues, daher noch labiles Merkmal vor. Und dementsprechend verhält es sich im Vergleich zum erblichen Brutpflegeverlust ganz verschieden, wenn man es in beiderlei Richtung (d. h. mit Verwendung einmal des veränderten Männchens, ein andermal des veränderten Weibchens) mit dem Normaltypus kreuzt. In F_1 ist nunmehr keines von beiden Merkmalen dominant, sondern es entstehen Zwischenformen, die sich als solche in Eiern mittlerer Größe, bedingt durch mittleren Dottergehalt, in den ausschlüpfenden Kaulquappen mittleren Entwicklungsstadiums und endlich in mittlerer Endgröße der erwachsenen Tiere kundgeben. Daß in F_2 dann doch noch Aufspaltung eintreten wird, ist immerhin möglich, aber für mich aus den hier mehrfach dargelegten Gründen nicht gerade wahrscheinlich. Jene F_2-Generation könnte schon vorliegen, wenn nicht der heurige Sommer so überaus ungünstig gewesen und ihr Zustandekommen wie dasjenige vieler anderer Zuchten vorläufig vereitelt hätte. Jedenfalls wissen wir, daß neu erworbene Merkmale (als solche müssen das Vollmolchgebären und die symmetrische Streifung unserer Wienerwald-Salamander unbedingt angesehen werden) in der Mischung mit den unverändert gebliebenen allelomorphen Merkmalen sich bei Salamandra maculosa nicht mehr spalten: F_1 ist intermediär, und in F_2 flaut die erworbene Eigenschaft langsam ab, kehrt allmählich zur Norm zurück.

Ich gedenke im kommenden Vorfrühling die Transplantationsmethode auch auf die Alytes-Versuche auszudehnen und erwarte von der Serie mit „Rieseneiern“ positive, von derjenigen „ohne Brutpflege“ aber durchaus negative Resultate inbezug auf die Keimbeeinflußung durch das Soma der Tragammen.

Wahrscheinlich gehört auch noch die tanzende Rasse der normalerweise geradeaus laufenden Hausmaus (Mus musculus) hierher, nämlich zu den Beispielen, wo erworbene Eigenschaften sich nach der Mendelschen Regel verhalten. Allerdings handelt es sich beim Tanzen nicht um eine Eigenschaft, deren Charakter als erworbene Eigenschaft durch willkürliche Hervorrufung seitens

des Züchters selbst so bekannt ist, wie in Towers und meinen Fällen; aber ihr pathologischer Ursprung wird doch angenommen. Gewisse Unregelmäßigkeiten, noch nicht vollkommenes Einschlagen des Mendelschen Schemas, spricht ebenfalls direkt dafür. So fand Plate (1910) überhaupt noch keine Uebereinstimmung mit diesem Schema, sondern nur zeitweises Auftreten einzelner reiner Tanzmäuse, wohl aber Hammerschlag (1910), nur mit zu kleiner Zahl der Rezessiven (Tanzmäuse). Das Zuchtmaterial ist eben im Hinblick auf jene noch etwas labile Eigenschaft kein gleichartiges, sondern verhält sich je nach Provenienz etwas verschieden: hier wird eine geringere, dort eine größere Anzahl rezessiver („Tanzmaus"-)Gameten vom dominantmerkmaligen („Laufmaus"-) Soma umgestimmt, so daß in jedem Falle eine bald mehr, bald minder schon dem Mendelschen Schema angenäherte, aber vorläufig immer weniger als die normale Rezessiv-Zahl betragende Menge reiner Tanzmäuse herauskommt.

Towers und meine Fälle, wo erworbene Eigenschaften sich nicht nur überhaupt vererben — hiefür besitzen wir ja gegenwärtig schon ein geradezu erdrückendes Beweismaterial —, sondern sich überdies in ihrer Mischung mit den entsprechenden unverändert gebliebenen Eigenschaften der Spaltungsregel einfügten, diese Fälle waren es eigentlich, die ich meinte, als ich in einem (ungedruckten) Vortrage vor dem Naturforschenden Verein zu Brünn am 14. März 1910 behauptete: „Mendels Lehre ist heute nicht minder wichtig geworden in ihrer Anwendung auf angeborene, von den Vorfahren erblich übernommene, wie auf individuell erworbene, in der Natur angenommene oder künstlich angebildete Eigenschaften. Mendels Lehre widerstrebt nicht, wie von einigen Seiten behauptet wurde, der Anschauung, daß auch die im Lebenslaufe des einzelnen Individuums erworbenen Eigenschaften sich auf die Nachkommen übertragen; im Gegenteil, sie führt die genannte, uns heute beschäftigende Anschauung erst zu schönster Vollendung, indem sie zeigt, wie eine neue Eigenschaft, die möglicherweise erst verhältnismäßig weniger Exemplare Eigentum geworden sein kann, dennoch aus der Vermengung mit anderen Charakteren zu einem gewissen Prozentsatze rein hervorgehen kann, dadurch sich dauernd zu erhalten und auszubreiten vermag". Allerdings kann sie das, falls durch somatische und nicht durch direkte Germinalinduktion zustande-

gekommen, erst dann, wenn sie den gehörigen Grad von Stabilität erreicht und aufgehört hat, die umgebenden Gewebe physiologisch zu beeinflußen und selbst von ihnen beeinflußt zu werden. Auch in einem jüngst erschienenen Aufsatz (1910 c), der anläßlich der Enthüllung des Mendel-Denkmales in der Wiener medizinischen Wochenschrift die Grundlehren Mendels bekannt gab, habe ich ihre Bedeutung für das Problem der Vererbung erworbener Eigenschaften betont und eine nähere Begründung für meine nun fertig vorliegende Abhandlung bereits angekündigt.

Das damals gegebene Versprechen habe ich, so gut ich konnte, eingelöst; und ich freue mich, daß es an einer Stelle geschehen durfte, wo diejenigen bahnbrechenden Ergebnisse publiziert worden sind, deren unsterbliches Verdienst abermals zu würdigen eine der Aufgaben meiner bescheidenen, teilweise durch jene erst ermöglichten Veröffentlichung gewesen ist. Möge es ihr besser ergehen als ihrer großen, von Mendel geschriebenen Vorgängerin: möge sie noch vor dem Tode des Schreibers und vor dem Ablauf mehrerer Jahrzente ihre Nutzanwendung finden in Wirtschaft und Wissenschaft!

Zitierte Literatur.

Bateson W., „Mendels Principles of Heredity". — Cambridge, University Press, bes. pp. 18—106, pl. IV, **1909**.

Baur E., „Pfropfbastarde, Periklinalchimären und Hyperchimären". — Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft S. 603, **1909**.

— „Pfropfbastarde". — Biol. Centralbl. XXX, 15, 497—514, **1910**.

Buder Johannes, „Studien an Laburnum Adami. I. Die Verteilung der Farbstoffe in den Blütenblättern". — Ber. d. Deutschen Bot. Ges. XXVIII, S. 116—118, **1910**.

Castle W. E. and John C. Phillips, „A Successful Ovarian Transplantation in the Guinea pig, and its Bearing on Problems of Genetics". — Science, N. S. XXX, pp. 312—313, **1909**.

Correns C., „Die Bestimmung und Vererbung des Geschlechtes nach neuen Versuchen mit höheren Pflanzen". — 9 figg., IV und 81 Seiten, Berlin, bei Borntraeger, **1907**.

Darwin Charles, „Das Variieren der Tiere und Pflanzen im Zustande der Domestikation". — I. Bd., S. 219 und II. Bd., S. 33 der von J. Victor Carus besorgten deutschen Ausgabe, Stuttgart, Schweizerbartsche Verlagshandlung, **1878**.

Detto Carl, „Die Theorie der direkten Anpassung und ihre Bedeutung für das Anpassungs- und Deszendenzproblem. Versuch einer methodologischen Kritik des Erklärungsprinzipes und der botanischen Tatsachen des Lamarckismus". — Jena, bei Gust. Fischer, **1904**.

Doncaster L., „Experiments in Hybridization with Especial Reference to the Effect of Conditions on Dominance". — Phil. Trans. Vol. 196, pp. 119—173, **1903**.

— „On Sex-Inheritance in the moth Abraxas grossulariata and its var. lacticolor". — Reports to the Evolution committee. Royal Soc. IV, pp. 53—57, **1908**.

Foges Arthur, „Zur Lehre von den sekundären Geschlechtscharakteren". — Arch. f. d. ges. Physiologie, Bd. 93, S. 39—58, **1902**.

Grafe Viktor und Karl Linsbauer, „Ueber die wechselseitige Beeinflußung von Nicotiana tabacum und N. affinis bei der Pfropfung". — Ber. d. Deutsch. bot. Ges. XXIV. Bd., S. 366, **1906**.

Guignard L., „Recherches physiologiques sur la greffe des plantes à acide cyanohydrique". — Ann. d. sciences nat. IX. Sér., Bot., tome VI, Paris **1907**.

Guthrie C. C, „Further Results of Transplantation of Ovaries in Chickens". — Journal of Experimental Zoölogy, Vol. V, pp. 563—571, 3 figg., **1908**.

— „Guinea pig Graft-hybrids". — Science N. S. XXX. pp. 714—725, **1909**.

Haecker Valentin, „Ueber Axolotlkreuzungen. II. Mitteilung (Zur Kenntnis des partiellen Albinismus)". — Verhandl. d. Deutschen Zool. Ges., S. 194—205, 2 Fig., **1908**.

Hammerschlag Viktor, „Ueber die hereditäre Taubheit und die Gesetze ihrer Vererbung". — Vortrag in der K. k. Gesellschaft der Aerzte, Wiener klinische Wochenschrift XXXIII. Jahrg, Nr. 42, S. 1476—1484, **1910**.

Heape W., „Further note on the Transplantation and growth of the Mammalian Ova within an Uterine Foster Mother". — Proceedings of the Royal Society London LXVII, p. 178, **1898**.

Herbst Curt, „Vererbungsstudien. IV. Das Beherrschen des Hervortretens der mütterlichen Charaktere (Kombination von Parthenogenese und Befruchtung)". Arch. f. Entwicklungsmechanik XXII, 4. Heft, S. 473—497, Taf. XIV, **1906**.

— „Vererbungsstudien. V. Auf der Suche nach der Ursache der größeren oder geringeren Aehnlichkeit der Nachkommen mit einem der beiden Eltern". — Arch. f. Entwicklungsmech., XXIV. Bd., 2. Heft, S. 185—238, Taf. IV — VI, **1907**.

— „Vererbungsstudien. VI. Die zytologischen Grundlagen der Verschiebung der Vererbungsrichtung nach der mütterlichen Seite. 1. Mitteilung". — Arch. f. Entwicklungsmech. XXVII, 2. Heft, S. 266—308, Taf. VII—X, **1909**.

Himmelbaur Wolfg., „Der gegenwärtige Stand der Pfropfhybridenfrage". Mitt. des Naturwiss. Vereines a. d. Univ. Wien VIII, 5, 6, 105—127, **1910** (mit vollständigem Literaturverzeichnis!)

Johannsen W., „Elemente der exakten Erblichkeitslehre". — Deutsche, wesentlich erweiterte Ausgabe in 25 Vorlesungen. Jena, bei G. Fischer, **1909**.

Kammerer Paul, „Vererbung erzwungener Fortpflanzungsanpassungen I. und II. Mitteilung: Die Nachkommen der spätgebornen Salamandra maculosa und der frühgebornen Salamandra atra“. — Arch. f. Entw.-Mech. XXV, Heft 1—2, S. 7—51, Taf. I, **1907**.

— Referat über Guthrie, Further Results etc., in der Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre Bd. I, 1908 und Biophysikalisches Centralblatt Bd. III, S. 617—618, Ref.-Nr. 1616 (steht nicht im Register!), Leipzig **1907/8**.

— „Vererbung erzwungener Fortpflanzungsanpassungen. III. Mitteilung: Die Nachkommen der nicht brutpflegenden Alytes obstetricans.“ — Arch f. Entw.-Mech. XXVIII. Bd., 4. Heft, S. 447—545, Taf. XVI, XVII, **1909**.

— „Vererbung erzwungener Farb- und Fortpflanzungsveränderungen bei Amphibien“. — Verhandl. d. Ges. Deutscher Naturforscher und Aerzte, 81. Versammlung zu Salzburg 1909, 2. Teil, 1. Hälfte, S. 173—176; nebst 4 Fig. abgedruckt in „Natur“, Heft 6, S. 94—97, **1910** a.

— „Experimentelle Beweise für die Vererbung erworbener Eigenschaften“. — Vortrag K. k. Ges. der Aerzte, Neue Freie Presse Wien 20. u. 27. Januar **1910** b.

— „Gregor Mendel und seine Vererbungslehre. Mit Rücksicht auf ihre Bedeutung für die medizinische Wissenschaft“. — Wiener medizinische Wochenschrift, 60. Jahrg., Nr. 40, S. 2367—2372, 1. Okt. **1910** c.

Lang Arnold, „Ueber Vererbungsversuche“. — Verhandl. d. Deutsch. Zool. Ges. S. 17—84, Taf. I, II, 3 Fig. **1909**.

Macferlane, „A Comparison of the Minute Structure of Plant Hybrids with that of their Parents, and its Bearing on Biological Problems“. — Transact. Roy. Soc. of Edinburgh XXXVII, 203—286, **1895**.

Magnus Wilhelm, in Norsk magazin for laegevidenskaben, Nr. 9, **1907**.

Mendel Gregor, „Versuche über Pflanzenhybriden“. — Verhandlungen des Naturforschenden Vereines in Brünn, IV. Bd., S. 3, **1865**.

Meyer A. und E. Schmidt, „Ueber die gegenseitige Beeinflussung der Symbionten heteroplastischer Transplantationen, mit besonderer Berücksichtigung der Wanderung der Alkaloide durch die Pfropfstellen“. — Flora C, 317—395, **1910**.

Morgan T. H., „Cross- and Self-Fertilization in Ciona intestinalis“. — Arch. f. Entw.-Mech. XXX (Festband für Roux), 2. Teil, S. 206—235, **1910**.

Plate L., „Ueber Erblichkeit bei Mäusen“. — Vortrag VIII. Internat. Zoologenkongreß Graz **1910**.

— „Vererbungslehre und Deszendenztheorie“. — Festschr. zum 60. Geburtstage R. Hertwigs, Bd. II, S. 537—610, Jena, G. Fischer, **1910** b.

Przibram Hans, „Experimentelle Behandlung biologischer Grundfragen“. — Verhandl. K. k. Zool.-bot. Ges. Wien LVIII. Bd., S. (171)—(180), **1908**. — Siehe auch „Die Biologische Versuchsanstalt als Erfordernis der modernen Biologie“, Zeitschrift für biologische Technik und Methodik, I. Bd., 3. Heft, S. 234—244, **1908/9**.

— „Experimental-Zoologie. III. Bd., Phylogenese inklusive Heredität“. — Leipzig und Wien, F. Deutike, **1910**.

Rimpau, zitiert nach E. v. Tschermak, „Die Mendelsche Lehre und die Galtonsche Theorie vom Ahnenerbe". — Arch. f. Rassen- u. Gesellschaftsbiol. II. Bd., Heft 5/6, S. 663—672, das Zitat S. 666, **1905**.

Roux Wilhelm, Gesammelte Abhandlungen, I. Bd., S. 214 und II., S. 61, **1895**.

Schultz Walther, „Verpflanzungen der Eierstöcke auf fremde Spezies, Varietäten und Männchen". – Arch. f. Entw.-Mech. XXIX, I. Heft, Taf. II, III, S. 79—108, **1910**.

Semon Richard, „Die Mneme als erhaltendes Prinzip im Wechsel des organischen Geschehens". — 2. Auflage, bes. S. 333—345, Leipzig, bei Engelmann, **1908**.

— „Der Stand der Frage nach der Vererbung erworbener Eigenschaften". — Abderhaldens Fortschritte der Naturwissenschaftlichen Forschung II, 82 Seiten, **1910**.

Siebold Carl v., „Ueber das Receptaculum seminis der weiblichen Urodelen". — Ztschr. f. wiss. Zool. IX. Bd., S. 463—484, Taf. XVIII, **1858**.

Stingl Georg, „Experimentelle Studie über die Ernährung von pflanzlichen Embryonen". — Flora oder Allg. bot. Zeitung, 97. Bd., 3. Heft, S. 308—331, **1907**.

Tennent D. H., „The Dominance of Maternal or of Paternal Characters in Echinoderm Hybrids". — Arch. f. Entw.-Mech. XXIX, 1. Heft, S. 1—14, 2 figg., **1910**.

Tower William Lawrence, „An Investigation of Evolution in Chrysomelid Beetles oft the Genus Leptinotarsa". — Carnegie Inst. of Washington. Publ. Nr. 48. Papers oft the Station for Exp. Evolution Nr. 4, **1906**.

— „The Determination of Dominance and the Modification of Behavior in Alternative (Mendelian) Inheritance by Conditions Surrounding or Incident upon the Germ Cells at Fertilization". — Biol. Bull. Woods Hole XVIII, 6, 285—352, VIII pl., **1910**.

Tschermak Erich von, „Ueber Züchtung neuer Getreiderassen mittels künstlicher Kreuzung. II. Mitteilung". — Zeitschrift für das landwirtschaftliche Versuchswesen in Oesterreich **1906** a.

— „Ueber die Bedeutung des Hybridismus für die Deszendenzlehre". Biol. Zentralblatt XXVI. Bd., S. 884, **1906** b.

Vernon H. M., „Cross Fertilization among Echinoids". Arch. f. Entw.-Mech. IX., 3. Heft, S. 464—478, 7 figg., **1900**.

Verworn A., „Allgemeine Physiologie". 4. Aufl., S. 372, Jena **1903**.

Weismann August, „Die Bedeutung der sexuellen Fortpflanzung für die Selektionstheorie". Jena **1886**.

Winkler Hans, „Ueber die Nachkommenschaft der Solanum-Pfropfbastarde und die Chromosomenzahl ihrer Keimzellen". — Zeitschr. f. Botanik, Jahrg. II, S. 1—23, **1909**.

— „Ueber das Wesen der Pfropfbastarde. Vorläufige Mitteilung". — Ber. d. Deutschen botanischen Ges. Bd., XXVIII, S. 116—118, **1910**.

Ziegler Heinrich Ernst, „Die Streitfrage der Vererbungslehre (Lamarckismus oder Weismannismus)". — Naturwissenschaftliche Wochenschrift N. F. IX. Bd., Nr. 13, **1910**.

Die ornithophilen Anpassungen von Antholyza bicolor Gasp.

Von **Otto Porsch**, Wien.

(Mit Taf. I—II und einer Textfigur).

Die geistige Großtat Gregor Mendels hat uns durch die von ihm entdeckten Vererbungsregeln einen Einblick in eine bestimmte Gesetzmäßigkeit der Merkmalsübertragung auf die Nachkommen gegeben. Bedeuten diese Vererbungsnormen auch nur einen Bruchteil der uns zum größten Teil noch immer verschleierten Vererbungsgesetzmäßigkeit überhaupt, so stellen sie doch eine der zahlreichen Ausgangsmöglichkeiten für die Formenneubildung dar, deren wir bis heute erst eine geringe Zahl sicher als solche erkannt haben. Die Grundbedingung für die Aktivierung dieser Ausgangsmöglichkeit bildet die Kreuzung und zwar sowohl als Merkmalsmischung zweier Individuen derselben oder nahe verwandter Arten derselben Gattung. Die seinerzeit schon von Kerner für die Formenneubildung verantwortlich gemachte Kreuzung ist neuerdings wieder zu Ehren gelangt. Die Entdeckung der Kryptomerie durch Tschermak, der in großem Maßstabe experimentell erbrachte Nachweis der Fruchtbarkeit und Samenbeständigkeit künstlich erzeugter Bastarde durch Burbank, Shull u. a., die durch Wettstein experimentell erwiesene sprungweise Steigerung der Fruchtbarkeit bei Bastarden haben die deszendenz-theoretische Tragweite der Kreuzung wieder in den Vordergrund des Interesses gerückt.

Auch von diesem Standpunkte aus erscheint daher das Studium der die Kreuzung vermittelnden ausschlaggebenden Faktoren sowie der Anpassungen der Pflanzenwelt an diese von erhöhtem Interesse. Außer Wind und Wasser haben wir seit den Tagen Christian Konrad Sprengels die vielgestaltige, adaptiv plastische Insektenwelt als einen der mächtigsten Kreuzungsvermittler kennen gelernt. Das fesselnde Studium der Wechselbeziehungen zwischen Blumen und Insekten hat derzeit — zum Teil auch durch unberufene Mitarbeiterschaft — einen Umfang

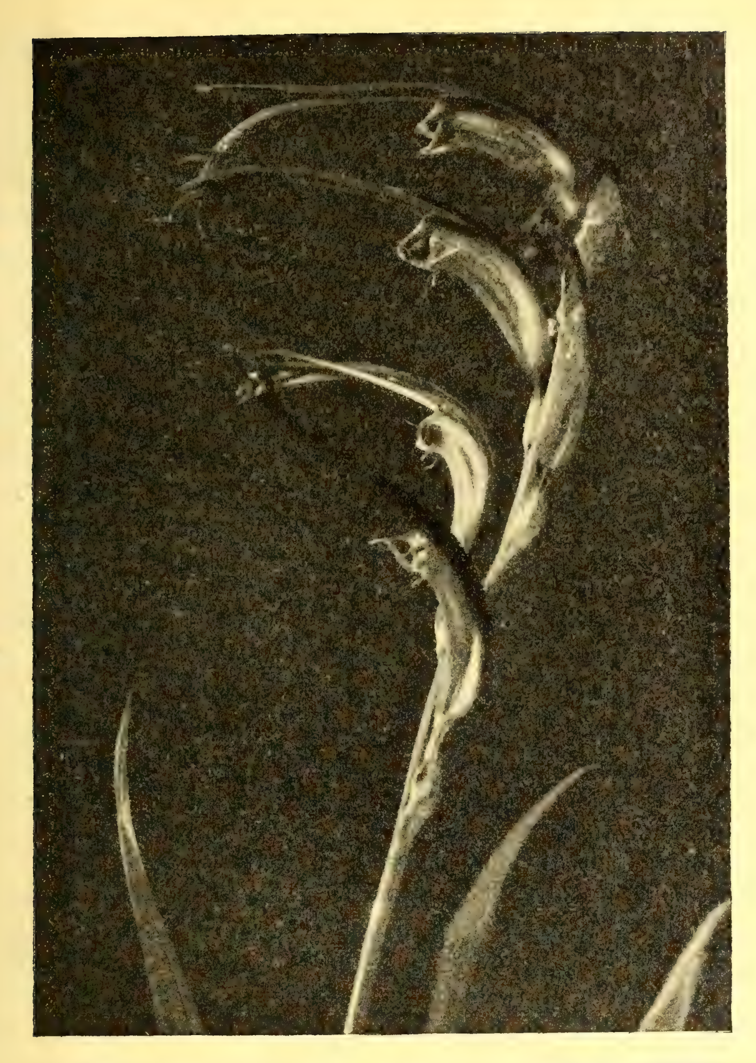
angenommen, dem zum großen Teile leider der Vorwurf mangelnder Vertiefung nicht erspart werden kann. Man hat in schablonenhaftem Nachtreten dauernd klassischer Pionierarbeit den Selektionsfaktor Insekt zum Teil über- zum Teil unterschätzt. Dagegen hat man wieder andererseits trotz fast ausnahmslos geradezu glänzender Bestätigung der genialen Prophezeiungen Delpinos die Bedeutung bestimmter tropischer und subtropischer Vogelfamilien als Kreuzungsvermittler und Selektionsfaktor bis heute meines Erachtens noch weit unterschätzt. Der Einblick, den uns die diesbezüglichen schönen Untersuchungen von Scott Elliot, Volkens, A. Wagner, Johow, R. E. Fries, Lindman, Marloth, Werth u. a. gegeben haben, bedeutet nur einen zielbewußten ahnenden Fernblick in eines der verheißungsvollsten Arbeitsgebiete zukünftiger allgemein biologischer Forschung. Aufgabe künftiger, methodisch vielseitig geschulter Expeditionen, die ihr Ziel nicht bloß im Aufsammeln getrockneter Pflanzenleichen erblicken, wird es sein, an Ort und Stelle mit allen Hilfsmitteln moderner Methodik in diese Wunderwelt hineinzuleuchten.

Zur Illustration des Gesagten habe ich die folgende Darstellung der ornithophilen Anpassungen von *Antholyza bicolor Gasp.* gewählt. Zeigt doch wieder gerade dieser Fall recht deutlich, welche interessante ökologische Probleme sich an den häufigsten und scheinbar bestbekannten Gewächshauspflanzen sozusagen von selbst darbieten.

Die mit *Gladiolus* verwandte Iridazeengattung *Antholyza* umfaßt nach Bakers Zusammenfassung[1]) dreizehn größtenteils südafrikanische Arten. Pax gibt in seiner Bearbeitung der Familie in Engler-Prantls Natürl. Pflanzenfam. (II. 5 [1888], pag. 156) vierzehn Arten an. Die mir zur Untersuchung vorliegende Pflanze ist identisch mit *A. bicolor Gasp.* (abgebildet in Belg. hortic. II. 145), welche Baker als Varietät zu *A. aethiopica L.* zieht (l. c. pag. 230). Letztere ist, wie aus den von Baker zitierten Abbildungen selbst für Anhänger eines sehr weiten Speziesbegriffes hervorgeht, von unserer Pflanze spezifisch verschieden. Eine ausgezeichnete farbige Abbildung der letzteren findet sich überdies im Bot. Register Vol. XIV. (1828), Taf. 1159.

---

[1]) Baker, J. G., Handbook of the Irideae. London 1892, pag. 229.



Phot. J. Brunnthaler.

Blütenstand von *Antholyza bicolor Gasp.* Die zweite Blüte von oben zeigt den Nektartropfen. Im Höhepunkt der Sekretion tritt der Tropfen viel weiter aus der Blüte hervor.

Die stark zygomorphen Blüten stehen in einer einseitswendigen Aehre. Wie aus der Textfigur und Taf. I—II Fig. 1—2 ersichtlich, ist die einzelne Blüte extrem zygomorph gebaut. Die Natur hat hier in weitgehender Anpassung an die Vogelbestäubung aus dem sechsgliedrigen Perigon des Liliiflorentypus eine extrem

zygomorphe gamopetale Blüte geschaffen, wie wir sie selbst bei ornithophilen Gamopetalen nur selten antreffen. Das Perigon zerfällt in zwei Teile: in die aus einem Blatt bestehende Oberlippe und die durch Verwachsung der fünf übrigen Perigonabschnitte gebildete Perigonröhre. Die Oberlippe ist zungenförmig, länglich, an der Spitze abgerundet, an den Rändern schwach eingekrümmt, circa 4 *cm* lang. Unter ihr und ihre Spitze bis 6 *mm* überragend liegen die drei Staubgefäße mit ihren langen versatilen Antheren an kräftigen, roten Filamenten. Die beiden ungefähr 6 *mm* langen Antherenhälften entleeren ihren klebrigen Blütenstaub nach unten. Die Blüte ist ausgesprochen protandrisch, erst nach Entleerung der Antheren breiten sich die drei bis vier durchschnittlich 4 *mm* langen Griffeläste aus. Die Perigonröhre besteht wieder aus einem 5 *mm* langen durchschnittlich 1·5—2 *mm* dicken zylindrischen Basalstück, welches dem unterständigen Fruchtknoten unmittelbar aufsitzt (*c* in Fig. 1—2). Auf dieses kurze Basalstück folgt der erweiterte, deutlich gekrümmte, nach oben konvexe, circa 3 *cm* lange Teil der Perigonröhre, an dessen Saum die fünf Perigonzipfel stehen. Diese sind dreieckig und lanzettlich zugespitzt. Die beiden seitlichen, dem äußeren Kreise angehörigen, etwas breiteren Zipfel sind zurückgeschlagen, (*p'* in Fig. 1) die drei übrigen, dem inneren Kreise angehörigen, etwas schmäleren dagegen zusammengeneigt. (*p* in Fig. 1.) In der Art ihres gegenseitigen Zusammenschlusses erinnern sie an die Fassung eines Brillantringes. Die gesamte Oberlippe und das die Verlängerung derselben bildende äußere konvexe Drittel der Perigonröhre ist im Leben feurig scharlachrot (in Fig. 1—2 dunkel gehalten), der übrige erweiterte Teil der Perigonröhre lebhaft schwefelgelb gefärbt. Das kurze, von dem erweiterten Teile der Perigonröhre abgegliederte Basalstück (*c* Fig. 1—2) zeigt hellere Scharlachrotfärbung. Die inneren Perigonzipfel sind grünlichgelb, die äußeren zurückgeschlagenen mehr schwefelgelb, beide mit dunkler Spitze. Der Schauapparat zeigt also ein papageienfarbig buntes, für viele Vogelblumen charakteristisches Gesamtkolorit, die „colori psittacini Delpinos“. In weiterer Uebereinstimmung mit den typischen Vogelblumen sind die Blüten unserer Pflanze vollkommen geruchlos.

Schon nach den bisher gegebenen Merkmalen dokumentiert sich die Blüte als hochgradig angepaßte Vogelblume. Farbe, Geruchlosigkeit, der Mangel einer geeigneten Sitzfläche, der

große Abstand zwischen Bestäubungsfläche und Nektarium etc. liefern in dieser Kombination eine typisch ornithophile Blütenkonstruktion. Mit Ausnahme eines freischwebenden langrüsseligen Tagschwärmers und einiger weniger ebensolcher Fliegen (Bombyliden etc.) ist die Blüte von keinem anderen blütenbiologisch in Betracht kommenden Insektentypus normal regelmäßig bestäubbar. Und dieser Insektentypus deckt sich ja in seinem Gebaren an der Blüte mit dem in der Luft schwebenden, langschnäbeligen und langzüngigen Honigvogel resp. Kolibri etc., dem wahren gefiederten Tagschwärmer.

Die schon aus einer oberflächlichen Betrachtung des Blütenbaues resultierende Ornithophilie wird auch durch die Angaben derjenigen Autoren bestätigt, welche Gelegenheit hatten, Vertreter unserer Gattung auf den Vogelbesuch hin am natürlichen Standorte direkt zu beobachten. Die Angaben derselben beziehen sich fast sämtlich auf die zwar nahe verwandte, aber wie bereits erwähnt, immerhin spezifisch verschiedene *A. aethiopica L.* Da *A. bicolor* von Baker als Varietät zu *A. aethiopica L.* gezogen wird, läßt sich bei dem weiten Speziesbegriff vieler englischer Autoren nicht mit voller Bestimmtheit sagen, auf welche bestimmte Formen sich die Angaben über Vogelbesuch beziehen. Denn *A. aethiopica L.* ist ein polymorpher Formenkreis. Dies ist jedoch bei dem ornithophilen Gesamtbau der Gattung belanglos.

Scott Elliot beschreibt kurz den Blütenbau von *A. aethiopica*, mit dem nach seinen Angaben jener von *A. praealta Red.* vollkommen übereinstimmt, und gibt an, daß er Honigvögel (Nectariniden) als Bestäuber an den Blüten beebachtete[1]). Ebenso führt E. E. Galpin diese Art als ornithophil an und bezeichnet als Bestäuber „honey birds“[2]). Besonderes Interesse verdient überdies die Angabe Johows, daß die Pflanze in Chile vom Kolibri *Eustephanus galeritus Mol.* besucht wird[3]). Also auch das Paradigma des gefiederten Blütenbestäubers der neuen Welt fühlt sich sofort mit einer Blüteneinrichtung vertraut, die seinen altweltlichen Verwandten gilt.

---

[1]) Scott Elliot, Ornithophilous flowers in South-Africa. Ann. of Botany IV (1890), pag. 277—8.

[2]) Galpin E. E. The fertilisation of flowers by birds. Garden. Chronicle, Vol. IX. 3. ser. (1891), pag. 331.

[3]) Johow F., Zur Bestäubungsbiologie chilenischer Blüten. Verhandl. d. deutsch-wissenschaftl. Verein. in Santiago — (1902).

Der Blütenbau bietet aber noch viel mehr interessante Anpassungen, wenn wir tiefer in seinen Bau eindringen. Zunächst fordert die Reduktion und Arbeitsteilung zwischen den einzelnen Perigonzipfeln der „Unterlippe“, wenn man so sagen darf, zu einer Erklärung heraus. Die Reduktion der Unterlippe und die dadurch bedingte Entziehung einer Sitzfläche bei sonst zygomorphem, zweilippigem Blütenbau ist sowohl bei altweltlichen als namentlich bei neuweltlichen Vogelblumen nicht bloß häufig, sondern vielfach eines der charakteristischesten ornithophilen Unterscheidungsmerkmale ihren zweilippigen entomophilen Verwandten gegenüber. Man denke an *Salvia splendens*, an *Corytholoma*-Arten, etc. Daß dadurch dem einer Sitzfläche bedürftigen Insekte die Tätigkeit an der Blüte verleidet wird, liegt auf der Hand. Ein den Nektar sitzend saugendes Insekt würde auch für die Bestäubung der Blüte nichts leisten, da seine Rückenseite mit den pollenbietenden Antheren resp. den Narben überhaupt nicht in Berührung kommt. Handelte es sich aber bloß darum, derartige Insekten abzuhalten, so würde ein vollkommen abgestutzter Perigonensaum ebensogut genügen. Zum Anklammern für den Vogel können die auffallend stark reduzierten Perigonzipfel auch nicht dienen, sie sind hiezu zu kurz und zu schwach. Nicht genug damit. Wie bereits erwähnt, neigen die drei inneren zusammen, die zwei äußeren sind nach außen zurückgeschlagen.

Daß diese Arbeitsteilung und Reduktion irgendwie im Dienste der Bestäubung steht, war mir von vornherein klar; nur wußte ich nicht wie. Die Lektüre der ausgezeichneten Untersuchung Johows über die Bestäubung von *Puya chilensis*[1]) führte mich auf den richtigen Weg. Johow erzählt hier, daß bei dieser Pflanze, welche nicht nur in ihrem Gesamtblütenbau, sondern überdies durch die Entwicklung eigener Sitzstangen für die als einzig ausschlaggebende Bestäuber fungierenden Vögel[2]) als echten ornithophilen Typus qualifiziert, der Höhepunkt der Nektarsekretion in die frühen Morgenstunden fällt. Um diese Zeit ergießt sich ein ganzer Regen von Zuckerwasser, wenn man die aufrechten Blütenglocken umstürzt. Durch diese Angabe angeregt, beobachtete ich die Blüte in den frühen Morgenstunden, und

---

[1]) Johow, F., Ueber Ornithophilie in der chilenischen Flora. Sitzungsber. d. kgl. preuss. Akadem. d. Wissenschaften. 1898, pag. 332--41.

[2]) Als solche fungieren hier Turdiden u. zw. Arten d. Gattungen *Curaeus*, *Turdus* und *Mimus*.

damit war des Rätsels Lösung auch sofort gefunden. Zu meinem großen Erstaunen sah ich an der Mündung der „Unterlippe" jeder im Höhepunkt der Anthese befindlichen Blüte einen großen Tropfen Zuckerwasser hängen, welcher kugelförmig oder ellipsoidisch aus der Perigonröhre herausragend, durch die drei einander zugekehrten inneren Perigonzipfel festgehalten wurde. (Vgl. Textfigur und Fig. 2.) Die drei inneren Perigonzipfel fungieren also als Tropfenhaltapparat in ähnlicher Weise wie die Goldfassuug eines Brillantringes beim Festhalten des Steines. Form, Größe und Stellung derselben stehen mit dieser Funktion in vollem Einklange. Wie bei der Mehrzahl der typischen Vogelblumen ist der in großer Menge abgeschiedene Nektar dünnflüssig, am besten mit Zuckerwasser vergleichbar.

Wenden wir uns nun der Stätte der Nektarsekretion zu. Wie bei allen übrigen monokotylen Vogelblumen erfolgt auch hier die Nektarausscheidung in Septalnektarien des Fruchtknotens.

Wie eine Querschnittserie durch den Fruchtknoten ergibt, sind die Septaldrüsen auf die obere Hälfte desselben beschränkt.[1]) Machen wir durch diese Region einen Querschnitt, so erhalten wir folgendes Bild (Fig. 3). In normal kräftig entwickelten Blüten finden wir nicht nur drei, sondern sogar häufig vier kräftig entwickelte Scheidewände, welche den Fruchtknoten in drei resp. vier Fächer teilen (Fig. 4). Diese Scheidewände sind sehr dick und verengen den zwischen ihnen übrig bleibenden Raum der einzelnen Fächer derart, daß für die Samenanlagen kein Raum mehr übrig bleibt. In der eigentlichen Region der Hauptentwicklung der Septalnektarien kommen auch tatsächlich keine Samenanlagen zur Entwicklung. Der Fruchtknoten zerfällt demnach in eine untere, die Samenanlagen bergende und eine obere, ausschließlich die Septalnektarien beherbergende Region. Zwischen beiden ist eine kurze Uebergangszone vorhanden, in welcher noch in ihrer Flächenentwicklung reduzierte Septaldrüsen vorhanden sind und bereits Samenanlagen entwickelt werden. Dementsprechend sind auch in dieser Uebergangszone die Septen viel dünner als in der eigentlich sezernierenden Region (Fig. 6).

Die mittlere Partie der Septen wird in der Region der Septaldrüsen von den mächtig entwickelten, seitlich mehrfach

---

[1]) Für freundliche Assistenz bei Anfertigung der Präparate bin ich Frl. Helene Sporer verbunden.

verzweigten Septalnektarien eingenommen, welche den in großer Menge abgeschiedenen Nektar in die labyrintartig verzweigten Drüsenräume abscheiden. (Fig. 3, 4, 7.) [1]) Das den Drüsenraum begrenzende sezernierende Epithel besteht aus einer Schichte radial gestreckter, äußerst plasmareicher, dünnwandiger Epithelzellen. Auch das dieses Epithel umgebende Grundgewebe hebt sich in einer Stärke von sechs bis acht Zellschichten durch seinen auffallenden Plasmareichtum von den viel plasmaärmeren Außenschichten der Scheidewände deutlich ab. (Fig. 7.) Letztere sind wieder durch auffallenden Reichtum an Gerbstoff charakterisiert (Fig. 3—4), welcher, wie aus den Längsschnitten ersichtlich, in einzelligen Gerbstoffschläuchen deponiert wird. Dieser Gerbstoffreichtum findet sich ebenso in der zentralen Verwachsungsregion der Septen und geht an vielen Stellen in die Fruchtknotenwand über. (Fig. 3—4.) Die starke Gerbstoffproduktion und Verlegung desselben in die Region der Zuckerbildung spricht zugunsten der Annahme einer Beteiligung desselben an der Bildung resp. Wanderung des Zuckers.[2]) Die untere Hälfte des Fruchtknotens dient der Entwicklung der Samenanlagen. Wir stehen also kurz vor folgendem Tatbestand. Dem gesteigerten Nektarbedürfnis des bestäubenden Vogels entspricht eine Arbeitsteilung in verschiedener Höhe der Scheidewände. Diese Arbeitsteilung erscheint durch die mächtige Förderung des Durchmessers der Scheidewände geboten, welche ihrerseits wieder eine notwendige Voraussetzung für die starke Oberflächenvergrößerung der sezernierenden Fläche der Septalnektarien ist. Diese benötigt wieder eine reichere Entwicklung des als Bildungs- resp. Verarbeitungsgewebes funktionierenden Nachbargewebes. Nicht genug damit. Die Pflanze verläßt sogar den innerhalb ihrer Familie allgemein herrschenden Bauplan des dreifächerigen Fruchtknotens und greift zur Bildung einer vierten wenn auch falschen Scheidewand. Sie sichert sich auf diese Weise ein viertes Septalnektarium, eine weitere Vergrößerung der sezernierenden Fläche, eine weitere Vermeh-

[1]) Bezüglich der Unterschiede in der quantitativen Ausbildung der Septalnektarien bei monokotylen Insekten- und Vogelblumen vgl. Schniewind-Thies, J., Beiträge zur Kenntnis der Septalnektarien. Jena 1897.

[2]) Ueber den derzeitigen Stand der Gerbstoffphysiologie verweise ich hier auf die ausgezeichnete Zusammenfassung in Czapeks Biochemie II. (1905), pag. 587—91.

rung der Nektarmenge. Die häufige Ausbildung von vier Griffeln steht mit der Anlage der vierten Scheidewand wohl in entwicklungsgeschichtlicher Korrelation.

Zur Beurteilung der ein viertes Septalnektarium liefernden falschen Scheidewand verlohnt es sich, einen kurzen Blick auf die Gefäßbündelverteilung im dreifächerigen Fruchtknoten unserer Pflanze zu werfen. Wie der Vergleich einer größeren Querschnittserie durch den Fruchtknoten ergibt, entspricht den Radien der echten Scheidewände je ein breites in die Quere gezogenes Gefäßbündel, welches aus der Verwachsung von mehreren (circa vier) Bündeln hervorgegangen sein dürfte. (Fig. 3—4 *g.*) Zwischen diesen liegen in der Mitte eines jeden einzelnen Faches vier kleinere Bündel. (Fig. 3—4 ‚*g*'.) Eine Untersuchung der vierfächerigen Fruchtknoten auf ihre Gefäßbündelverteilung ergibt, daß der falschen Scheidewand, welche immer etwas schwächer als die drei echten Scheidewände entwickelt ist, stets vier kleinere Bündel angehören, während die drei echten Scheidewände ihre breiten Hauptbündel besitzen. (Fig. 4 *f.*)

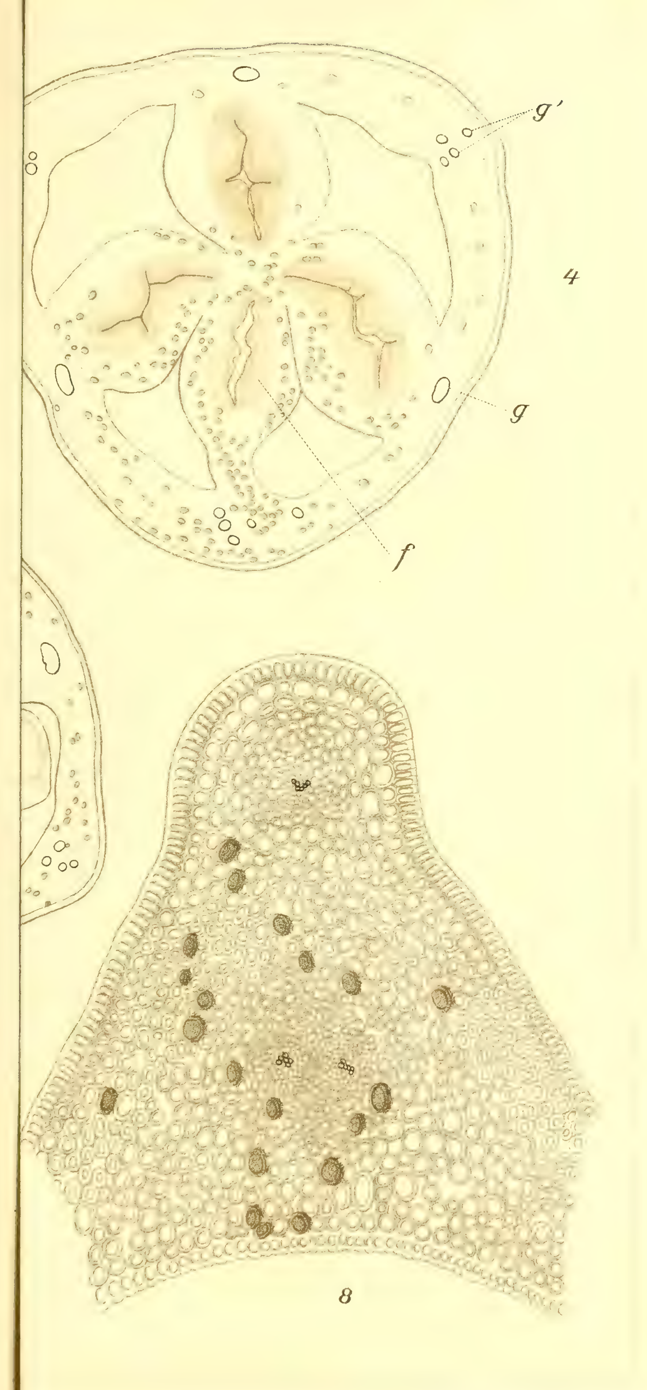
Weiteres Interesse verdient die basale Einschnürung der Perigonröhre. Es erscheint auf den ersten Blick paradox, daß das ganze Perigon mit dem Andrözeum von dem kurzen basalen Zylinderstück getragen werden soll, ohne Gefahr zu laufen umzukippen. Und doch ist es so. Dieser scheinbare Widerspruch wird abgeschwächt, wenn man dieses Basalstück auf Querschnitten anatomisch untersucht. Wie aus Fig. 5 ersichtlich, gibt der Querschnitt das Bild eines sechsstrahligen Sternes. Dieses Bild kommt dadurch zustande, daß die Wand dieses Zylinderstückes außen durch sechs longitudinal verlaufende Ausladungen verstärkt ist. Von diesen wechseln drei größere, stärker vorspringende mit drei kleineren schwächer vorspringenden regelmäßig ab. In krassem Gegensatz zu dem äußerst dünnwandigen Grundgewebe des erweiterten Teiles der Perigonröhre besteht das Gewebe des basalen Zylinderstückes aus dickwandigen Zellen, welche in den Vorsprüngen einheitliche Kollenchymrippen bilden. (Fig. 8.) Die Epidermiszellen sind radial gestreckt, Außen- und Innenwände sehr kurz. Das zylindrische Basalstück stellt also eine kurze biegungsfest gebaute, durch sechs aus Kollenchym bestehende Längsrippen ausgesteifte Röhre dar.

Es frägt sich nun, welche Bedeutung dieser vom Standpunkte der Festigkeitsökonomie der Blüte aus allein nicht gerade

als besonders zweckmäßig erscheinenden Einrichtung zukommt. Nach meiner Ansicht dürfte ihre Bedeutung in folgendem liegen. Die durch meine Beobachtungen sichergestellte Art der Sekretion und das Festhalten des Tropfens durch die dementsprechend umgebildeten inneren Perigonzipfel schließen zwei Voraussetzungen in sich, nämlich eine reiche Nektarbildung und Transport des Nektars durch die ganze Höhe der 3·5 *cm* langen Perigonröhre bis inklus. zur Spitze der 7 *mm* langen Perigonzipfel. Beide Voraussetzungen sind, wie die direkte Beobachtung zeigt, tatsächlich erfüllt. Das bedeutet einen Weg, den der Nektar selbst in den langröhrigsten Schwärmerblumen nicht zurückzulegen hat. Der Reichtum der Nektarbildung ist durch die reiche Entwicklung der Septalnektarien und die Vermehrung der Septen bis auf die Vierzahl gesichert. Wir brauchen also bloß noch eine das Emporsteigen des Nektars begünstigende Einrichtung. Und diese ist nach meiner Ansicht in dem basalen Zylinderstück gegeben. Durch die basale Einschnürung der Krone unmittelbar über der Nektarquelle wird ein wirksamer Kapillarapparat geschaffen, der bei seinem geringen Innendurchmesser von 0·7—0·78 *mm* der Kapillarität zufolge die sonstigen nektarhebenden Kräfte in ihrer Wirkung jedenfalls unterstützt. Der durch den geringen Durchmesser bedingten Schwächung wird anderseits wieder durch die Längsleistenbildung und Kollenchymentwicklung vorgebeugt.

Leider steht mir derzeit bloß Alkoholmaterial zur Verfügung, so daß es mir nicht möglich ist, die näheren Bedingungen des Nektarsteigens am lebenden Objekte zu untersuchen. Ich komme übrigens auf diese sowie eine Reihe anderer physiologisch-anatomischer Fragen, welche diese interessante Blüte noch bietet, später an anderer Stelle wieder zurück, nachdem ich Gelegenheit hatte lebendes Material zu untersuchen.

Berücksichtigen wir die endlose Vielgestaltigkeit und Vielseitigkeit der ornithophilen Anpassungen, welche in der Natur verwirklicht sind, von deren geringstem Bruchteil wir derzeit eine Ahnung haben, so läßt sich wohl mit Sicherheit behaupten, daß hier noch eines der hoffnungsvollsten Arbeitsgebiete vor uns liegt, dessen sachgemäße Bebauung noch Generationen fesselndste Forscherarbeit sichert.



Lith. Kunstanstalt v. Friedr. Sperl, Wien III/1.





A. Kasper del.

Lith Kunstanstalt v Friedr. Sperl, Wien III 1.



Erklärung der Abbildungen.

(Taf. I—II).

Sämtliche Figuren beziehen sich auf *Antholyza bicolor Gasp.*

Fig. 1: Blüte in Seitenansicht; *c* basale Einschnürung, *p* die drei inneren als Tropfenhalter fungierenden Perigonzipfel, *p'* die beiden äußeren, zurückgeschlagenen Perigonzipfel (bloß eines sichtbar). Die im Leben lebhaft rotgefärbte Oberlippe und die ebenso gefärbte konvexe Hälfte der Perigonröhre sind dunkel gehalten. Die Blüte ist viergriffelig. (Natürl. Gr.)

Fig. 2: Blüte im Stadium der Nektarsekretion von der Seite; *t* der Nektartropfen, von den drei inneren Perigonzipfeln gehalten.

Fig. 3: Querschnitt durch die obere, ausschließlich sezernierende Region eines dreifächerigen Fruchtknotens. Im Zentrum der dicken Septen die verzweigten Septalnektarien. Das plasmareiche Gewebe aus der Umgebung der Septalnektarien ist dunkel gehalten. *g* die drei großen, in den Radien der echten Scheidewände liegenden Gefäßbündel *g'* die mit denselben alternierenden Gruppen kleinerer Bündel. Die Gerbstoffbehälter sind als kleine dunkle Kreise eingetragen.

Fig. 4: Querschnitt durch die obere, ausschließlich sezernierende Region eines vierfächerigen Fruchtknotens. *g* und *g'* wie in Fig. 3, *f* die vierte, falsche Scheidewand.

Fig. 5: Querschnitt durch die basale Einschnürung der Perigonröhre. (Vgl. *c* in Fig. 1—2.) Die Gefäßbündel stärker ausgezogen, die Gerbstoffbehälter als dunkle Kreise.

Fig. 6: Querschnitt durch die fertile (untere) Hälfte des Fruchtknotens. Septen dünner, Septaldrüsen reduziert. (Vergr.)

Fig. 7: Teil einer Septaldrüse im Querschnitt (stark vergr.).

Fig. 8: Querschnitt durch eine der drei stärkeren Längsleisten der basalen Einschnürung. Die Gerbstoffbehälter dunkel gehalten. (Stark. vergr.)

Zur Vererbung morphologischer Merkmale bei Hordeum distichum nutans.

Von Prof. Dr. **C. Fruwirth,** Wien, k. technische Hochschule.

(Mit 5 Abbildungen auf 2 Tafeln.)

Die Arbeiten Mendels hätten neben der Bedeutung, die sie für die Bastardierungsforschung erlangt haben, auch die Technik der Vererbungsforschung überhaupt wesentlich gefördert, wenn sie schon zur Zeit ihrer Veröffentlichung mehr Beachtung gefunden haben würden. Mendel konnte nur dadurch zu den für uns so wichtigen Ergebnissen gelangen, daß er die Nebeneinanderführung von Individualauslesen mit Fortsetzung der Auslese verwendete, während bei Bastardierungsversuchen vor Mendel und sehr vielen nach ihm, die Nachkommenschaft in den folgenden Generationen gemischt gebaut wurde.

Allerdings war schon vor Mendel Individualauslese gelegentlich von praktischen Züchtern angewendet worden [1]) und P. Ph. L. de Vilmorin hat ihre Bedeutung schon 1856 ausdrücklich hervorgehoben. Es ist aber nicht anzunehmen, daß Mendel davon Kenntnis hatte, denn über die Arbeiten der Züchter ist in landwirtschaftlichen Veröffentlichungen des Auslandes berichtet worden und die Aeußerung de Vilmorins: „jai été amené, à me faire une règle absolue d'individualiser les choix: c'est à dire de ne jamais mèler à la recolte les graines de deux plantes portegraines destinées à servir à l'amélioration d'une race si parfaites et si semblables même que ces plantes puissent paraître“ fiel zwar schon 1856 aber in der Societé industrielle d'Angers und wurde erst 1886 [2]) weiter zugänglich gemacht.

Mendel selbst hebt den Vorgang weder in seiner ersten Veröffentlichung über Erbsenbastardierung [3]) noch in den Briefen

---

[1]) Fruwirth: Die Entwicklung der Auslesevorgänge bei den landwirtschaftlichen Kulturpflanzen. Progressus rei botanic. III. 1909.

[2]) P. Ph. L. de Vilmorin: Notices sur l'amélioration des plantes par les semis. Paris. 1886.

[3]) Neudruck von Tschermak in Oswalds Klassikern der exakten Wissenschaft. 121

an Nägeli [1]) hervor, wohl aber wird derselbe von den Forschern, welchen die Wiederentdeckung der Mendelschen Regeln gelang, in seiner weiteren Bedeutung erkannt.

Speziell wurde dieser Bedeutung auf dem landwirtschaftlichen Kongreß in Wien von Johannsen, v. Tschermak und v. Wettstein gedacht [2]). Bei Bakterien wurde schon seit den grundlegenden Arbeiten Koch's 1881, verbreitet mit Reinkulturen, die ja Individualauslesen sind und als vegetative Linien bezeichnet werden könnten, gearbeitet.

Von der Erforschung der Bastardierungsgesetze abgesehen, hat die Individualauslese es erst ermöglicht, Mutationen zu entdecken, das Verhalten der Zwischenrassen zu erkennen, die Bedeutung des Regressionsgesetzes klarzulegen, variierende Einflüsse äusserer Faktoren sicher, ohne Beeinflußung durch Auslesewirkung, zu studieren, spontane Variationen von Bastardierungsfolgen zu scheiden und so auch solche eigentümliche Spaltungen in ihrem Wesen zu erfassen, die Correns, der den Vorgang klarlegte, als vegetative Hybridisation bezeichnet [3]) und die bei Hülsenfrüchten auch von mir gefunden worden sind. [4])

Die Bedeutung der Individualauslese für die Forschung auf dem Gebiete der Vererbungslehre ist heute nicht umstritten. Ebenso ist aber auch ihr Wert für die Pflanzenzüchtung anerkannt, sowohl für die Lösung von theoretischen Fragen derselben, wie jener über den Ausleseerfolg, über Standortseinfluß u. s. f. als auch für die praktische Durchführung der Züchtung. Die Linienauslese, wie die Individualauslese nach den Forschungen Johannsens, mit vollem Recht allerdings nur bei den Selbstbefruchtern, genannt wird, ist bei der Durchführung der Pflanzenzüchtung besonders in der Form der Nebeneinanderführung mehrerer Individualauslesen jetzt sehr geschätzt, wobei die Frage nicht beeinflußt, ob es zweckmäßig ist, auch auf dem Felde im gewöhnlichen Betrieb nur eine Individualauslese zu bauen.

Bei Züchtung von Selbstbefruchtern auf dem Wege der Nebeneinanderführung mehrerer Individualauslesen ist die Berück-

---

[1]) Correns: Gregor Mendels Briefe an Carl Nägeli, Leipzig, Teubner, 1905.

[2]) Kongreßreferate. Sektion III, B.

[3]) Correns: Berichte der deutsch. botan. Gesellschaft. 1910, S. 418.

[4]) Fruwirth: Archiv für Rassen- und Gesellschaftsbiologie. 1909. S. 433.

sichtigung feinerer morphologischer Merkmale von Wert. Damit soll nicht gesagt werden, daß zwischen denselben und Leistungseigenschaften eine sichere allgemeine korrelative Beziehung bestehen muß, aber die Erkennung einer Züchtung, die sonst oft schwer fällt, ja unmöglich ist, wird, wenn Individualauslese vorliegt, durch solche Merkmale erleichtert; Verfälschung und Verunreinigung ist zu erkennen.

Bei Gerste ist von solchen feineren morphologischen Merkmalen[1]) — neben der von B. v. Neergaard 1887 zuerst verwendeten Ährchendichte, der von Atterberg 1888[2]) zuerst verwendeten Ausbildung der Kornbasis und der 1889 von Neergard hervorgehobenen Art der Bezahnung der beiden inneren Nerven der palea inferior — die von dem letzteren 1888 genauer beobachtete Art der Behaarung der Basalborste in Anwendung gekommen.

Über die Verwendbarkeit dieser Merkmale für eine Systematik der Gerste und für die Erkennung von Züchtungen hat sich eine ganze Literatur entwickelt. Von Seite schwedischer Forscher wurde die Verwendbarkeit behauptet, von Seite deutscher Forscher wurde sie für Basalborstenbehaarung und Nervenbezahnung bezweifelt[3]). Die Zweifel wurden besonders von Broili zusammengefaßt und auf Grund zahlreicher eigener Untersuchungen dahin ausgesprochen, „daß Land- (*A* und *B* Gerste) und Chevallier- (*C* und *D* Gerste) Gerste eine einzige Form ist, welche unter der andauernden Einwirkung lokaler Verhältnisse einen mehr oder weniger edlen Charakter einnehmen kann, den sie auch unter anderen Verhältnissen einige Zeit beibehält[4])".

Festgestellt muß zuvörderst werden, daß die Verwendbarkeit der einzelnen Merkmale verschieden zu beurteilen ist, je nachdem es sich um Land- und Züchtungssorten im gewöhnlichen Sinne des Wortes oder um Individualauslesen handelt. Bei Landsorten im gewöhnlichen Sinne des Wortes findet sich immer ein buntes Gemisch von Formenkreisen vor und auch solche Züchtungssorten, die nur auf dem Wege der Massenauslese gebildet wurden,

---

[1]) Literatur bei Atterberg, Journal f. Landwirtschaft. 1899.

[2]) Atterberg: Die landwirtsch. Versuchsstationen. 1889; derselbe: Journal für Landwirtschaft. 1899; Atterberg u. Tedin: Deutsche landwirtsch. Presse, 1907, S. 210.

[3]) Eckenbrecher: Bericht über die 8. deutsche Gerste- und Hopfenausstellung; nach Broilis Angabe auch Edler, Gisevius und Remy.

[4]) Broili: Über die Unterscheidung der zweizeiligen Gerste — Hordeum distichum — am Korne. Jena, 1906. S. 58.

stellen meist ein Gemenge morphologisch unterscheidbarer Formen dar. Bei letzteren werden die erwähnten feineren Merkmale nur zum Teil zur Unterscheidung derselben herangezogen werden können, so weit solche eben bei der betreffenden Auslese berücksichtigt worden sind. Gewöhnlich geht diese Berücksichtigung nur so weit, daß Hordeum distichum nutans von Hordeum distichum erectum getrennt gehalten wird. Proben von Züchtungen der ersteren dürfen daher nicht Körner der letzteren, umgekehrt Züchtungen der letzteren nicht Körner der ersteren enthalten. Bei Landsorten wird man die Merkmale zur Erkennung nur so weit heranziehen können, als sie gestatten, in Proben das Mischungsverhältnis, in dem sich die Landsorte aufbaut, festzustellen. Wenn in einer Landsorte eine Formengruppe oder, wie dies von Atterberg bezeichnet wird, eine Hauptform in hohem Prozentsatz vorhanden ist, so wird sich dies mit gewissen Schwankungen bei verschiedenen Proben in verschiedenen Jahren zeigen. So fand z. B. bei Hanna-Gerste aus Kwassitz schon Atterberg[1]) 70% *A*-Form und Procházka bei Untersuchungen von Hanna-Gerste aus der Hanna mehrere Proben mit 80—90% Körner der *A*-Form, also wieder mit Vorherrschen dieser[2]). Eine sichere Verwendung finden die Merkmale von dem besonders modifikablen und schwierigst erkennbaren, der Bezahnung, abgesehen bei der Bestimmung der Zugehörigkeit zu einer Individualauslese, einer Linie.

In reinen Linien von Gerste bleibt die Form der Kornbasis, aber auch die Art der Behaarung der Basalborste variativ unverändert, soweit natürlich nicht die äußerst seltenen spontanen Variationen oder Variationen nach den auch sehr seltenen Bastardierungen auftauchen. Meinen Versuch, der mich zu diesem Befund, der mit den Befunden von Tedin und Atterberg übereinstimmt, geführt hat, will ich an dieser Stelle mitteilen und ausführen, daß selbst noch feinere morphologische Unterschiede von Linien erhalten bleiben können.

Gelegentlich der Arbeiten der noch von mir organisierten Saatzuchtanstalt Hohenheim[3]) wurde auch in Verbindung mit ein-

[1]) Versuchsstationen 1889 Proben der Original-Hanna-Gerste aus Kwassitz, die seit der Beteiligung Tschermaks an der Züchtung von den durch diesen eingeleiteten Individualauslesen stammen, können natürlich nicht vergliche̲n werden, solche entstammen eben reinen Linien.

[2]) Zeitschrift f. d. landwirtsch. Versuchswesen, 1901.

[3]) Fruwirth: Sorten, Saatfruchtbau und Pflanzenzüchtung in Württemberg. 1907, Plieningen, Find.

zelnen Landwirten des Landes Züchtung in der Weise begonnen, daß in den ersten Jahren die Auslesearbeiten von der Anstalt durchgeführt wurden. Mit einer der Wirtschaften wurde die Franken-Gerste, eine Landsorte von Hordeum distichum nutans, gezüchtet und zwar wurde schon eine in Bayern durch Massenauslese etwas veränderte Franken-Gerste als Ausgang herangezogen. Um nicht Zeit zu verlieren, wurde 1905 die Auslese mit Körnern begonnen und die Vorsortierung, die der Assistent der Anstalt Dr. Lang ausführte, zeigte, daß nicht nur die von Atterberg als Hauptformen unterschiedenen Formengruppen *A*—*D* von nutans, sondern daß auch Formgruppen von erectum durch Pflanzen vertreten waren.

Bei Züchtung von Landgersten führt es meist zum Ziel, wenn Individualauslesen mit der am häufigsten vertretenen Form durchgeführt werden. Dies geschah auch in diesem Falle, wenn auch nebenbei zwei Jahre hindurch noch Individualauslesen anderer Formengruppen von Hordeum distichum nutans geführt wurden. Damit, daß schließlich nur die Formengruppe *A* berücksichtigt worden war, war natürlich nicht eine Beschränkung auf eine Individualauslese gegeben, denn wie ja schon die Bezeichnung Formengruppe oder besser Formenkreisgruppe andeutet, sind in jeder solchen Gruppe noch verschiedene Formenkreise enthalten, nicht nur solche, die sich biologisch voneinander unterscheiden, sondern auch solche, welche sich durch äußere Merkmale wie: Spelzenfarbe, Kornform u. dgl. voneinander trennen lassen.

In dem Jahre der ersten Pflanzenauslese 1906 wurden nun, neben anderen, auch zwei Pflanzen ausgelesen und zu Ausgangspflanzen von zwei Individualauslesen gemacht, die Nr. 2 und Nr. 58 der Ernte 1906. Diese zwei Individualauslesen wurden von mir in Hohenheim und dann weiter auf dem Waldhof bei Amstetten nur aus zwei Gründen in einer lediglich fortsetzenden Auslese züchterisch fortgeführt. Ich wollte feststellen, wie sich die in der Systematik verwendete Arten der Behaarung der Basalborste und die von mir bei den beiden Individualauslesen weiter beobachteten besonderen Eigentümlichkeiten vererben und ich wollte weiter Gelegenheit bieten, das allfällige Auftauchen spontaner Variationen beobachten zu können. Als lediglich fortsetzend habe ich die Auslese aus dem Grund bezeichnet, weil in der Ernte 1907 in Hohenheim, 1908, 1909 und 1910 auf dem Waldhof bei Amstetten (N.-Österr.) nur je eine beliebige Pflanze zur Lieferung

des Saatgutes für das nächste Jahr genommen wurde. Untersucht wurden in jeder Ernte alle Pflanzen und zwar meist je 10 Körner einer Pflanze, bei einzelnen Pflanzen alle und zwar lediglich im Hinblick auf die gleich zu erwähnenden äußeren Merkmale. Wurden Abweichungen bei solchen gefunden, so wurden auch die abweichenden Körner gesät.

Die beiden Linien unterscheiden sich nun auch jetzt, nach vier Ernten, in gleicher Weise, wie ihre Ausgangspflanzen. Die Borste ist bei Individualauslese von Nr. 2 dicht behaart, unten oft stärker, die Haare sind kurz und Borstenachse wie Haare sind gelb gefärbt. (Abb. 1).[1]) Die Spitze der Borste fehlt öfters und die Borste ist zu einem Haarpinsel reduziert (Abb. 2); einzelne hellere und einzelne nackte Borsten kommen vor, sehr selten tritt auch eine nackte überverlängerte Borste auf (Abb. 5), sowie eine etwas verkürzte Borste, die an der Spitze ein Blütenrudiment trägt (Abb. 3). Die Schüppchen zeigen zwar gegenüber Nr. 58 auch eine etwas dichtere Behaarung' aber der Unterschied ist weitaus nicht so deutlich wie bei der Borste und wurde daher auch nicht weiter verfolgt. Bei der Individualauslese von Nr. 58 ist die Borste schütterer behaart, die Behaarung ist entlang der Borste immer gleichmäßiger als bei Nr. 2, die Haare sind länger und Borstenachse und Haare sind weißlich gelb (Abb. 4). Abweichungen von dem für die Linie normalen Bau, wie sie bei Linie 2, wenn auch selten aber doch vorkommen, finden sich bei der Linie 58 nicht.

Daß der Liniencharakter keine Veränderung in dem üblichen Sinne erfuhr, daß die langhaarige Basalborste der Formenkreis-gruppe *A B* in eine wolligbehaarte der Formenkreisgruppe *C D* überging, überraschte mich nach früheren, mehr gelegentlichen Beobachtungen und nach den während des Versuches an der Zentralstelle der Züchtervereinigung Nolč und v. Dreger-Chlumetz a. d. C. (Böhmen) gemachten, nicht. Wohl aber war ich erstaunt darüber, daß auch die feineren Unterschiede in der Behaarung der beiden Linien sich deutlich erhielten. Messungen, die in der Ernte 1910 vorgenommen worden waren, sollten dieselben auch zahlenmäßig zum Ausdruck bringen, nachdem bisher immer nur der dazu ausreichende Eindruck, den die Borste machte, benützt wurde, um das einzelne Korn einreihen zu können. Diese Messungen, welche

---

[1]) Die photographischen Aufnahmen der von mir ausgewählten Gerstenkörner wurden von Universitätsphotograph Hinterberger-Wien ausgeführt.

bei der Vergrößerung 31 eines Reichert-Mikroskopes vorgenommen wurden, ergaben:

	Nr. 2:	Nr. 58:
Mittlere Länge der Borstenachse	4·212 *mm*	4·680 *mm*
Zahl der Haare pro Borste	88—111	40—65
Mittlere Länge der längsten Haare ...	0·975 *mm*	1·872 *mm*

Nun sind von Broili aber auffallende Abweichungen innerhalb einer Pflanze, selbst innerhalb einer Aehre, beobachtet worden. So wurde 1903 unter lauter Körnern mit *C D* Borsten ein Korn mit *A B* Borste gefunden, umgekehrt bei einer Pflanze mit nur *A B* Borsten ein Korn mit *C D* Borste, endlich in einer Pflanze mit Körnern mit *C D* Borsten an zwei Aehren je ein Korn mit *A B* Borste [1]). Broili fand aber auch 1904 in der Nachkommenschaft der einzelnen Pflanzen des Jahres 1903 verschiedene Borstenformen an einer Pflanze sowohl in einer Aehre, als auch in verschiedenen Aehren. So fand er als Beispiel für letzteren Fall eine Pflanze mit einer Aehre mit *A B*-Form der Borste und mit drei Aehren mit *C D*-Form derselben [2]). Die von Atterberg und Tedin eingewendete Möglichkeit [3]), daß bei Untersuchung des Materiales Vermengungen von Körnern oder Pflanzen vorgekommen sind, bezeichnet Broili als ausgeschlossen [4]). Schoute hat seither gezeigt, wie leicht man nebeneinanderstehende Pflanzen als Individuen auffassen kann, wenn die Bestockungsverhältnisse nicht ganz genau untersucht werden, was bisher nicht geschah [5]).

Tschermak ist geneigt, in den von Broili beobachteten Fällen spontane Variabilität anzunehmen und faßt den Vorgang als Knospenvariabilität auf.

Ich war und bin der Ansicht, daß spontane Variationen natürlich auch bei Borstenbehaarung möglich sind. Eine sichere Beobachtung des Auftretens einer solchen liegt bisher bei Gerste allerdings nicht vor, denn auch in den erwähnten Fällen fehlt der Nachweis, daß die aufgetretenen Abweichungen wirklich Varia-

---

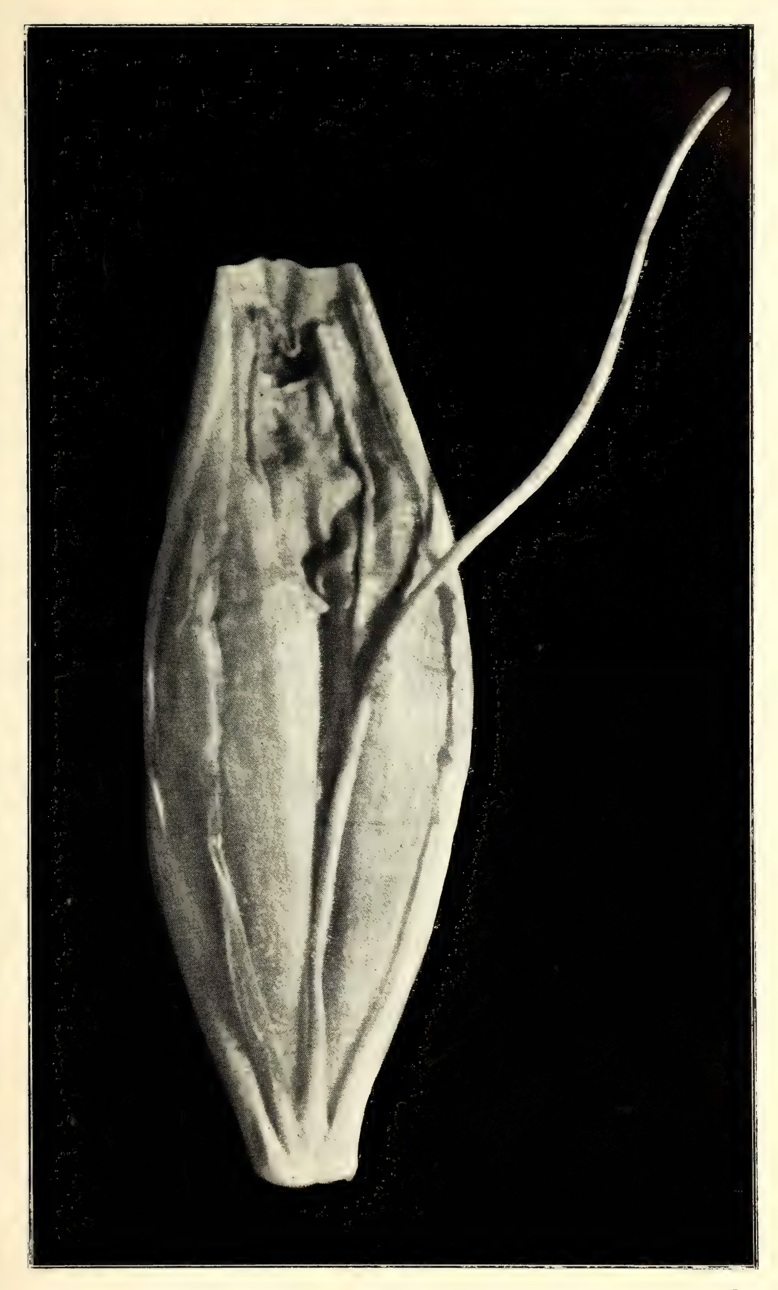
[1]) Broili: Über die Unterscheidung der zweizeiligen Gerste am Korn. Thüringer Verlagsdruckerei, 1906, S. 20.

[2]) loco cit. S. 51. Ich setzte *A B* und *C D* weil die Bezahnung nicht direkt bei dem abweichenden Korn oder der abweichenden Ahre angeführt ist, sondern nur die Behaarungsart.

[3]) Deutsche landwirtsch. Presse, 1907, S. 210.

[4]) Deutsche landwirtsch. Presse, 1907, S. 244.

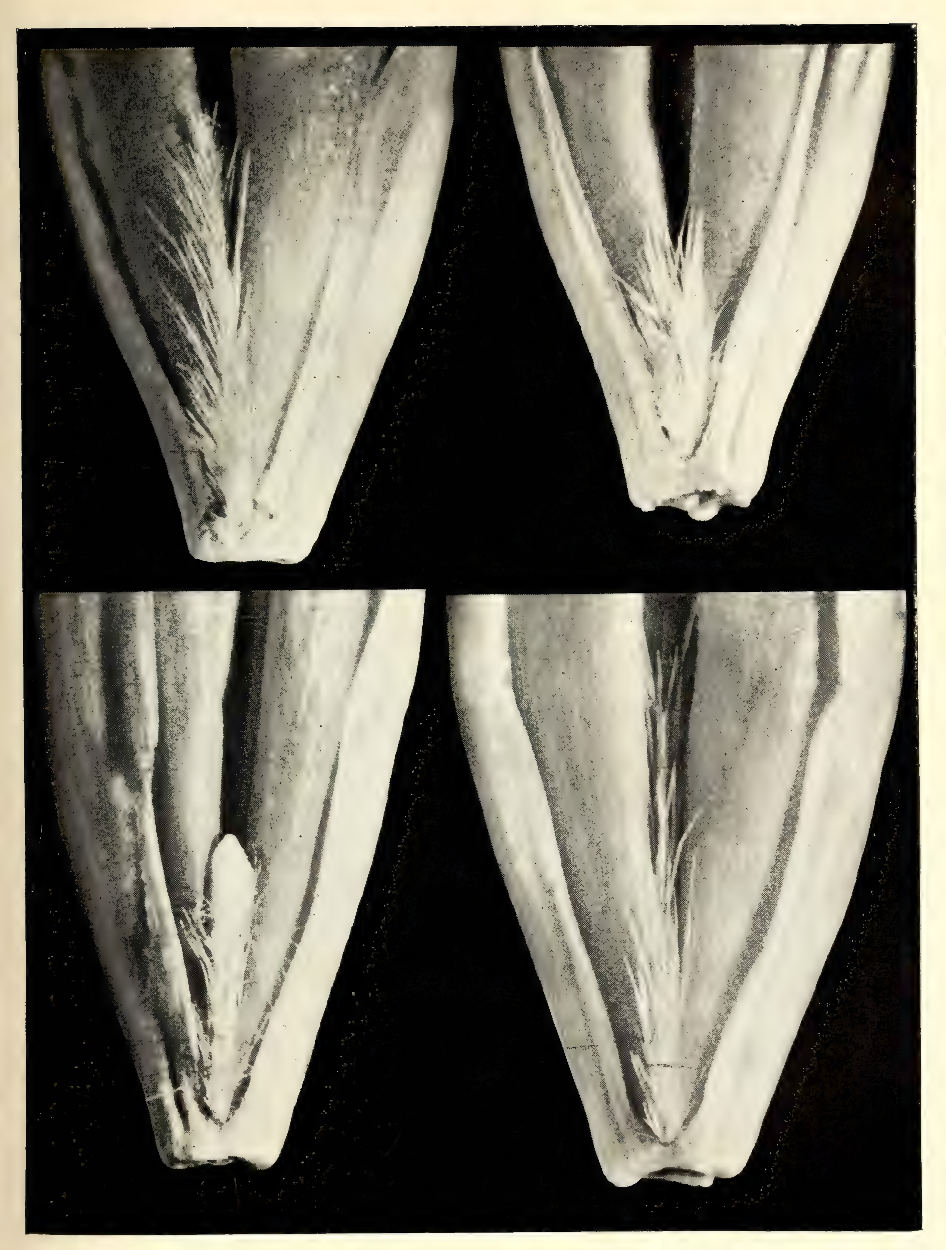
[5]) Verhandelingen der k. Akademie van Wetensch. Amsterdam. 2. Sektion. Teil XV, Nr. 2, 1910.



Fruwirth: Zur Vererbung morphologischer Merkmale bei *Hordeum distichum nutans.*

5. Modifikation der Basalborste von Linie Nr. 2. Ueberverlängerung und Fehlen der Behaarung.





Fruwirth: Zur Vererbung morphologischer Merkmale bei *Hordeum distichum nutans.*

1. Typische Basalborste von Linie Nr. 2. — 2. Modifizierte verkürzte Basalborste von Linie Nr. 2. — 3. Modifikation der Basalborste von Linie Nr. 2, Borste mit Blütchenrudiment. — 4. Typische Basalborste von Linie Nr. 58.



tionen waren und demnach bei Weiterbau in reiner Linie erhalten geblieben wären, wenigstens wird über gesonderten Anbau der abweichenden Körner die 1903 gefunden wurden, nichts berichtet.

Jene Abweichungen, die ich bei der Nr. 2-Individualauslese beobachtete, hatten nun aber sämtlich nicht vererbt. Die einzeln angebauten Körner mit ganz kurzer, mit nackter, mit nackter überverlängerter, mit von einem Blütchenrudiment gekrönter Basalborste, welche alle gelegentlich in Nr. 2 gefunden worden waren und in ihrem Aeußeren als Mißbildungen erschienen, hatten alle Pflanzen mit der für die Linie typischen Beschaffenheit der Borste oder solche mit etwas verkürzter Borste geliefert. Auch das Korn mit weißlich gelber Färbung der Borste, das 1909 in einer Aehre auftauchte, welche Körner mit normal gefärbten Borsten trug und von mir bei seinem Auftreten, verschieden von den obigen Abweichungen, als Knospenvariation betrachtet wurde [1]), vererbte 1910 nicht und brachte Pflanzen mit den normal gelben Borsten. Es hatten sich demnach alle die beobachteten Abweichungen als Knospenmodifikationen, nicht -Variationen erwiesen.

Die Individualauslese, wie sie Mendel bei der Nachkommenschaft von Bastardierungen anwendete, hat bei dem mitgeteilten Versuch gezeigt, daß die in der Systematik verwendete Art der Behaarung der Basalborste sowohl als auch feinere Unterschiede in der Behaarung, wie sie die beobachteten zwei Linien aufweisen, vier Jahre hindurch ohne Variation ausgeprägt wurde, daß aber gelegentliche Abweichungen, die durch Knospen-Modifikabilität hervorgebracht wurden, auftraten. Zur Erkennung von Individualzüchtungen oder Linien erscheint die Art der Behaarung der Borste demnach sehr gut verwendbar.

---

[1]) Fruwirth: Ueber die Vielförmigkeit der Landsorten. Monatshefte für Landwirtschaft. 1910, S. 4.

Ein Fall von Faktorenkoppelung bei Antirrhinum majus.

Von **Erwin Baur** (Berlin).

Von BATESON [1]) sind vor einigen Jahren in F 2-Generationen von *Lathyrus*kreuzungen Zahlenverhältnisse gefunden worden, welche durchaus nicht mit den auf Grund der Spaltungsgesetze erwarteten übereinstimmten. Die in den Versuchen beobachteten Zahlen zeigten dabei aber eine deutliche Gesetzmäßigkeit und sind vollkommen verständlich, wenn man die Annahme macht, daß in diesen Fällen gewisse Erbeinheiten nicht völlig unabhängig von einander sich auf die Gameten verteilen, sondern daß da eine Art von Koppelung (Gametic-coupling) zwischen ihnen bestehe. Diese Koppelung hat zur Folge, daß die verschiedenen von dem Bastard gebildeten Gameten nicht in gleicher Zahl gebildet werden, wie es sonst der Fall ist, sondern in ungleicher.

Ob diese Erklärung zutreffend ist, mag dahin gestellt bleiben, jedenfalls steht aber das, was man auf Grund der BATESONschen Couplingtheorie erwarten muß, mit allen tatsächlichen Befunden im Einklang. Wir werden darum, vorläufig zum mindesten, mit dieser Theorie zu arbeiten haben.

Weitere Fälle von Faktorenkoppelung sind bisher nicht beschrieben. Es scheint mir daher angebracht, über einen sehr ähnlichen Fall bei *Antirrhinum* einiges mitzuteilen, zumal er die BATESONschen Beobachtungen in einem wesentlichen Punkte vervollständigt.

Es handelt sich um eine Art von Koppelung zwischen zwei Erbeinheiten der Blütenfarbe von *Antirrhinum majus*. Die Farbe wird hier nach den Untersuchungen von Miß WHELDALE [2]) und mir [3]) von einer sehr großen Zahl von Erbeinheiten beein-

---

[1]) Reports to the Evol. Committee, Rep. III. und IV.

[2]) Wheldale, Proc. Roy. Soc. 79. 1907. S. 288. — Repts. Evol. Committee Roy. Soc. Rep. V. 1909. S. 1. — Zschr. i. Abstammungs- und Vererbungslehre 3. 1910. S. 311.

[3]) Baur, Zschr. i. Abstammungs- und Vererbungslehre 3. 1910. S. 34.

flußt. Ich habe schon mehrfach eine Darstellung der Verhältnisse gegeben und wiederhole hier nur das zum Verständnis des Folgenden unbedingt Erforderliche. Einige der hauptsächlichen Erbeinheiten der Blütenfarbe sind die Nachstehenden.

B Grundfaktor für jegliche Farbe überhaupt. Alle **bb**-Pflanzen haben rein weiße Blüten (Fig. 1 Taf. I [1]) l. c.). Für sich allein, also ohne die Einwirkung anderer Erbeinheiten, wie **C**, **F** usw., bewirkt **B** eine gelbe Farbe. (Fig. 2 Taf. I l. c.).

C Wandelt die durch **B** erzeugte gelbe Farbe in ein ganz schwaches gelblichweiß „elfenbeinfarbig" um (Fig. 3 Taf. I).

F Bewirkt in Pflanzen, welche auch den Faktor **B** enthalten, eine zarte rosa Färbung auf dem Rücken der Oberlippe. Eine Pflanze **BBCCFF** ist in Fig. 27 und 28 Taf. I l. c. abgebildet. Eine Pflanze mit **BBccFF** sieht ähnlich aus, aber die Grundfarbe der Blüte ist hier (wegen **cc**) nicht elfenbein, sondern gelb.

A Beeinflußt den Farbenton der durch **F** in Verbindung mit **B** hervorgebrachten Rotfärbung. Alle Pflanzen mit **AA** oder **Aa** sind etwas dunkler und haben eine andere, schwer beschreibbare Nuance von rot. (Näheres nachher bei Faktor **M**.) Dieser Faktor **A** modifiziert in ganz analoger Weise auch alle übrigen durch die folgenden Faktoren bewirkten verschiedenen roten Blütenfarben.

R Bewirkt zusammen mit **B** und **F** eine Färbung, die als fleischfarbig bezeichnet wird, Fig. 4—6 Taf. I l. c. Je nach der Gegenwart oder dem Fehlen von **C** haben wir fleischfarbig auf elfenbein Grund oder fleischfarbig auf gelbem Grund. Fleischfarbig auf gelbem Grund **BBccFF-AARR** ist in Fig. 4 Taf. I l. c. abgebildet. Fig. 5 und 6 Taf. I ist dagegen fleischfarbig von der Formel **BBCCFF-AARR**. Je nachdem, ob **AA** bezw. **Aa** oder aber **aa** vorliegt, hat dieses Fleischfarbig deutlich verschiedene Farbentöne. Ohne Gegenwart von **B** und **F** bleibt **R** völlig wirkungslos. Eine Pflanze von der Formel **bbCCFFAARR** ist also weiß, eine von der Formel **BBCCffAARR** ist elfenbein usw.

M Bewirkt zusammen mit **B**, **F** und **R** eine rote Färbung. Der Ton dieses Rot wird sehr wesentlich beeinflußt durch

[1]) Der vorhin zitierten Abhandlung (Zschr. Abst. und Vererbungslehre 3. 1910. S. 34).

die Faktoren **A** und **C**. So ist eine Pflanze von der Formel **BBCCFFaaRRMM** in Fig. 14 Taf. I l. c. abgebildet; eine mit der Formel **BBCCFFAARRMM**, die also nur durch die Erbeinheit **A** verschieden davon ist, sieht aus wie Fig. 7 Taf. I l. c. Ganz entsprechend diesem Unterschiede im Farbenton zwischen dem **A**-rot und dem **a**-rot sind auch die Unterschiede zwischen **A**-fleischfarbig und **a**-fleischfarbig. Je nach der Gegenwart oder dem Fehlen von **C** ist der Ton des Rot ein mehr gelbroter oder ein mehr blauroter. Fig. 7 Taf. I l. c. ist eine **CC**-Pflanze, Fig. 8 Taf. I. eine **cc**-Pflanze. In Pflanzen, welche nicht auch gleichzeitig die Erbeinheiten **BFR** enthalten, bleibt **M** völlig wirkungslos. Eine Pflanze von der Formel **bbCCFFAARRMM** ist weiß, eine von der Formel **BBCCFFAArrMM** ist rosarücken und nicht etwa rot. Es muß also die Faktoren**kette BFR** geschlossen vorhanden sein, damit **M** sich äußern kann.

L Bewirkt mit **B**, **F**, **R** und **M** eine noch dunklere Rot-Färbuug, eine Pflanze von der Formel **BBFFAACCRRMMLL** ist in Fig. 10 Taf. I l. c. abgebildet, die entsprechende **aa**-Pflanze in Fig. 15.

G Eine Erbeinheit, die das durch die Faktoren **B, F, A, R** u. s. w. hervorgerufene Rot stark ändert. Alle Pflanzen, die **G** enthalten, zeigen das Rot nicht als homogene einheitliche Farbe, sondern eigentümlich verwaschen *„picturatum“* wie die Gärtner sagen. So sieht eine Pflanze von der Formel **BBCCFFAARRMMLLGG** aus wie Fig. 12 Taf. I l. c., während die entsprechende **gg**-Pflanze in Fig. 10 Taf. I abgebildet ist. In analoger Weise ist Fig. 21, die **GG**-Form zu Fig. 9. Ebenso gibt es natürlich auch entsprechende picturatum-Pflanzen mit **aa**-rot als Farbe und die verschiedenen Kategorien von fleischfarbig kommen auch als homogen gefärbt und als picturatum vor.

D Ist ebenfalls ein Faktor, der in allen irgend wie rot oder rötlich gefärbten Pflanzen sich äußert. Es haben nämlich alle Pflanzen ohne diesen Faktor, also alle **dd**-Individuen eine elfenbeinfarbige Röhre der Blüte, während bei allen **DD**-Pflanzen die Röhre der Blüte in ähnlicher Weise gefärbt ist wie die Lippen der Blüten.

Im Allgemeinen spalten Bastarde, die in einer größeren Anzahl von diesen Faktoren heterozygotisch sind, ganz regelrecht auf. Eine Anzahl solcher Spaltungen habe ich anderweitig schon publiziert.[1]) Wenn aber eine Pflanze gleichzeitig in **G** und in **F** heterozygotisch ist, dann treten unter bestimmten, nachher noch zu besprechenden Umständen in F 2 Zahlenverhältnisse auf, die auf Grund der Spaltungsgesetze zunächst ganz unverständlich sind.

Eine Pflanze von der Formel **BBccFfAARRMMIIGgDD** (Farbe „rot picturatum a. g. ganz" in meiner Farbenbezeichnung) sollte den Spaltungsgesetzen nach aufspalten in folgende Kategorien: **9** rot picturatum a. g. ganz, **3** rot a. g. ganz, **4** gelb. Mit diesem Verhältnis 9 : 3 : 4 stimmen aber in gewissen Fällen die beobachteten Zahlen gar nicht, so z. B. in den folgenden Versuchen.

Es wurde gekreuzt eine Pflanze **A. 106** von der Formel **BBccFfAARRMMLIGGDd** die dunkelpicturatum a. g. ganz blühte mit einer andern Pflanze **A.117** von der Formel **BBccffAARRMMIIggdd**, die gelb blühte. F 1 (in S. 08. 183) bestand, wie der Formel der Eltern nach zu erwarten war, aus folgenden 3 Kategorien:

gelb	1
rot picturatum a. g. ganz .	2
rot picturatum a. g. delila .	6

Theoretisch wären nach der Formel der Eltern diese Farbenkategorien im Verhältnis 2 gelb: 1 rot picturatum a. g. ganz: 1 rot picturatum a. g. delila zu erwarten gewesen. Bei so geringen Individuenzahlen ist aber selbstverständlich eine irgendwie genaue Uebereinstimmung zwischen theoretischen und empirischen Zahlen nicht zu erwarten.

Aus dieser F. 1. Generation wurden 2 Pflanzen zu Stammpflanzen gemacht, eine **A. 202** war rot picturatum a. g. ganz die andere **A. 204** war rot picturatum a. g. delila.

Die Formel von **A. 202** war — auf Grund der Formel der Elternpflanzen und nach dem Aussehen von **A. 202** — **BBccFfAARRMMIIGgDd** die Formel von **A. 204** in analoger Weise erschlossen — **BBccFfAARRMMIIGgdd.**

Von beiden Pflanzen wurde F 2 aus Selbstbefruchtung in großer Individuenzahl gezogen. Ich gebe das Resultat in Form einer Tabelle (Tabelle I und II). Theoretisch wäre, wie

[1]) l. c. und in: Einführung in die experimentelle Vererbungslehre. Berlin 1911.

Tabelle I.

A. 202 × A. 202.

Farbenkategorien	in S. 09. 44.[1])	in S. 10. 297.	beide Saaten zusammen	„ganz" und „Delila" nicht getrennt
rot picturatum a. g. ganz .	172	87	259	330
rot picturatum a. g. Delila	49	22	71	
rot a. g. ganz	15	10	25	30
rot a. g. Delila	5	—	5	
gelb	103	41	144	144
				Sa. 504

Tabelle II.

A. 204 × A. 204.

Farbenkategorien	in S. 09. 46.	in S. 10. 298.	beide Saaten zusammen
rot picturatum a. g. Delila . . .	92	131	223
rot a. g. Delila.	10	8	18
gelb	78	87	166
			Sa. 407

oben gesagt zu erwarten gewesen, daß — wenn wir die Spaltung in „ganz" und „delila" bei **A. 202** außer Acht lassen — die beiden Pflanzen hätten aufspalten müssen nach dem Verhältnis 9 rot picturatum : 3 rot : 4 gelb. Rechnen wir für die **504** Nachkommen von **A. 202** dieses Verhältnis aus, so wäre zu erwarten gewesen

rot picturatum . . *283,5* (gefunden 330)
rot . . . . *94,5* (gefunden 30)
gelb . . . . *126,0* (gefunden 144)

Das ist gar keine Uebereinstimmung. Das gleiche gilt auch für die Deszendenz von **A. 204.** Dort wäre für die 407 Pflanzen folgende Zusammensetzung zu erwarten gewesen:

Rot picturatum. . *228,96* (gefunden 223),
rot . . . . *76,32* (gefunden 18),
gelb . . . . . . *101,76* (gefunden 166).

[1]) S. 09. 44. ist Abkürzung für Aussat Nr. 44 des Jahrganges 1909.

Zu Zahlenverhältnissen, die mit denen in F. 2. von **A. 202** tatsächtlich beobachteten sehr große Aehnlichkeit haben, kommt man, wenn man annimmt, daß zwischen **G** und **F** eine Koppelung im Sinne BATESON'S besteht.

Die gewöhnlichen Mendelschen Zahlenverhältnisse, in unserem Fall das Verhältnis 9 : 3 : 4, sind nur zu erwarten, wenn die in **F** und **G** heterozygotischen Pflanzen ihre viererlei möglichen Gameten **FG**, **Fg**, **fG** und **fg** in gleicher Häufigkeit produzieren. Wenn das aber nicht der Fall ist, wenn etwa diese viererlei Gameten im Verhältnis 15 **FG** : 1 **Fg** : 1 **fG** : 15 **fg** gebildet werden, dann sind für F 2 ganz andere Zahlenverhältnisse zu erwarten. Führt man die Berechnung aus, so zeigt sich, daß die in der Deszendenz von **A. 202** gefundenen Zahlen sich ungefähr ergeben müssen, wenn **A. 202** die Gameten **FG**, **Fg**, **fG**, **fg**, im Verhältnis 6 : 1 : 1 : 6 produziert, es wären dann — ich will die Berechnung hier nicht ausführlich ableiten — zu erwarten:

rot picturatum . . *344* [1] (gefunden 330),
rot . . . . *33* (gefunden 30),
gelb . . . . . . *126* (gefunden 144).

In der Deszendenz von **A. 204** ist das Verhältnis zwischen den 3 Farbenkategorien etwas anderes, es sind auffallend viele gelbe Pflanzen darunter. Es müßte theoretisch, auch wenn Koppelung zwischen **F** und **G** besteht, das Verhältnis der gelben zu den rot gefärbten Pflanzen 1 : 3 sein. Das ist aber hier nicht der Fall, sondern wir haben 166 gelbe Pflanzen und 241 rot gefärbte, d. h. etwa das Verhältnis 1 : 1,45. Gemeinsam ist aber der Spaltung von **A. 204** mit der von **A. 202**, daß die Zahl der roten (nicht picturatum) Pflanzen eine auffallend kleine ist.

Wie hier diese sehr starke Abweichung von dem gewöhnlichen Zahlenverhältnis zu deuten ist, weiß ich vorläufig nicht, um eine einfache Koppelung, so wie wahrscheinlich in dem Falle von **A. 202** kann es sich jedenfalls nicht handeln.

In ähnlicher Weise wie bei diesen beiden in **F** und **G** heterozygotischen Pflanzen **A. 202** und **A. 204** zeigen auch manche andere, ebenfalls in **G** und **F** heterozygotische Pflanzen in F 2 eine durchaus atypische Spaltung.

Demgegenüber besitze ich aber auch eine ganze Reihe anderer **FfGg** Pflanzen, die ganz vollkommen typisch spalten. Hierher

[1] Die Bruchteile lasse ich weg.

gehören z. B. **A. 496** dessen Spaltung ich an anderer Stelle (ausführlich) besprochen habe.[1]) Die Pflanze war heterozygotisch außer in **F** und **G** auch noch in **C, D** und einem Formfaktor **E**, hatte die Formel **BB Cc Ff AARRMMIIGgDdEe.** Lassen wir die Spaltung in Hinsicht auf die Faktoren **C, D** und **E** außer Acht — sie zeigt nichts abnormes — so hatte die Nachkommenschaft aus Selbstbefruchtung die in Tabelle III wiedergegebene Zusammensetzung.

Tabelle III.

A. 496 × A. 496.

Farbenkategorien	gefunden in S. 10. 428.	theoretisch auf Grund der einfachen Spaltungsregeln erwartet
rot picturatum (a. e. und a. g., ganz und Delila, normal und pelorisch)	**116**	**111, 96**
rot (a. e. und a. g. ganz und Delila, normal und pelorisch)	**31**	**37, 32**
elfenbeinfarbig und gelb (normal und pelorisch)	**52**	**49, 76**
	Sa. 199	

Hier ist zwischen den auf Grund der Spaltungsregeln erwarteten und den im Versuch gefundenen Zahlen, die Uebereinstimmung fast vollkommen. Das gleiche gilt für eine ganze Anzahl anderer **FfGg**-Pflanzen, so für **A. 461**, das die Formel **BB Cc FfAARRMMIIGgDd** hatte. Die Spaltung dieser Pflanze ist — ebenfalls wieder ohne Berücksichtigung der Spaltung in **D** und **C** — in Tabelle IV dargestellt, die Spaltung einer weiteren Pflanze **A. 223** in Tabelle V.

Tabelle IV.

A. 461 × A. 461.

Farbenkategorien	gefunden in S. 10. 401.	theoretisch auf Grund der einfachen Spaltungsregeln erwartet
rot picturatum (a. e. und a. g., ganz und Delila)	**103**	***88**, 875*
rot (a. e. und a. g., ganz und Delila)	**27**	***29**, 625*
elfenbein und gelb	**28**	***39**, 500*
	Sa. 158	

[1]) Einführung in die experimentelle Vererbungslehre. S. 78 und Taf. V.

Tabelle V.
A. 223 × A. 223.

Farbenkategorien	gefunden in S. 09. 60.	gefunden in S. 10. 302.	in beiden Aussaaten zusammen	theoretisch auf Grund der einfachen Spaltungsgesetze zu erwarten
rot picturatum (a. e. und a. g., ganz und Delila) .	16	92	108	111, 96
rot (a. e. und a. g., ganz und Delila)	5	43	48	37, 32
elfenbein und gelb	6	37	43	49, 76
			Sa. 199	

Eine Vergleichung der Aszendenz dieser beiden so unterscheidbaren Kategorien von **FfGg**-Pflanzen 1.) der „normal spaltenden" und 2.) der eingangs beschriebenen „atypisch spaltenden", hatte das überraschende Ergebnis, daß alle normal spaltenden Pflanzen aus Kreuzungen stammten, wo die eine P 1-Pflanze **ffGG**, die andere **FFgg** gewesen war, während alle atypisch spaltenden aus Kreuzungen herrührten, wo die eine P 1-Pflanze **FFGG** die andere **ffgg** war.

In Form eines Schemas ist diese Gesetzmäßigkeit folgendermaßen darstellbar.

P_1	**ffGG** × **FFgg**	**FFGG** × **ffgg**
F_1	**FfGg**	**FfGg**
F_2	Keine Unregelmäßigkeit in der Spaltung, sondern ganz regelrechte Mendelsche Zahlenverhältnisse.	ganz atypische, wahrscheinlich auf einer Art Koppelung beruhende Spaltung.

Darnach hat es den Anschein, als ob immer diejenigen **FfGg**-Pflanzen, welche durch die Vereinigung eines **fg**- mit einem **FG**-Gameten entstehen, eine unregelmäßige Spaltung zeigen, während die durch Vereinigung eines **Fg**- mit einem **fG**-Gameten entstandenen ganz normal aufspalten.

Diese Vermutung wird zu prüfen sein durch die Untersuchung der Deszendenz einer **FfGg**-Pflanze, hier entstehen wieder **FfGg**-Pflanzen aber hier zum Teil aus der Vereinigung **fG** × **Fg**, zum Teil aus der Vereinigung **FG** × **fg**. Es müssen darnach in der Deszendenz einer selber ganz normal spaltenden **FfGg**-Pflanze

(etwa **A. 496**) auch atypisch spaltende **FfGg**-Pflanzen auftreten. Ob das zutrifft, werden einige Aussaaten dieses Jahres wohl ergeben.

Ein Licht auf die Ursachen der unregelmäßigen Spaltung der einen Kategorie von **FfGg**-Pflanzen, werfen diese Beobachtungen wohl kaum. Es ist aber möglich, durch bestimmte Versuche festzustellen, ob die atypischen Zahlenverhältnisse in F 2, wie die BATESONsche Koppelungstheorie annimmt, daher rühren, daß die verschiedenen Gameten in ungleicher Häufigkeit gebildet werden. Man braucht nur eine atypisch spaltende **FfGg**-Pflanze zu kreuzen mit einer **ffgg**-Pflanze. Bildet die **FfGg** ihre 4 möglichen Kategorien von Gameten **FG**, **Fg**, **fG**, **fg** in gleicher Häufigkeit aus, dann muß F 1 dieser Kreuzung bestehen aus $^1/_4$ **FfGg**, $^1/_4$ **Ffgg**, $^1/_4$ **ffGg** und $^1/_4$ **ffgg**, ist die Häufigkeit der Gameten aber nicht die gleiche, sondern haben wir, wie oben S. 135 angenommen, etwa das Verhältnis 6 **FG** : 1 **Fg** : 1 **fG** : 6 **fg**, so muß F 1 dieser Kreuzung bestehen aus: $^6/_{14}$ **FfGg**, $^1/_{14}$ **Ffgg**, $^1/_{14}$ **ffGg**, $^6/_{14}$ **ffgg** Pflanzen. Das Zahlenverhältnis der Gameten der **FfGg**-Pflanzen ist auf diese Weise direkt feststellbar. F 1 Generationen aus entsprechenden Kreuzungen habe ich dieses Jahr in großer Individuenzahl in Kultur.

Spontanes Wegfallen eines Farbenfaktors beim Hafer.

Von **H. Nilsson-Ehle** Svalöf, Schweden.

(Mit vier Figuren.)

Schon vor Jahren habe ich Beobachtungen über das anscheinend spontane Erscheinen von Individuen mit abweichenden erblichen Farbenmerkmalen in bisher konstanten Getreiderassen gemacht. Eine nähere Auseinandersetzung dieser Fälle schien aber schwierig oder gar unmöglich zu sein, so lange nicht das Verhalten der Farbenmerkmale sowie anderer Merkmale bei künstlichen, nach der Mendelschen Methode systematisch untersuchten Kreuzungen möglichst genau ermittelt worden wäre. Nur auf Grund der dadurch gewonnenen Erfahrung schien es möglich sicher festzustellen, inwieweit das wiederholte und gar nicht seltene Entstehen von Individuen mit abweichender Spelzenfarbe beim Hafer Spaltungen infolge irgendwo stattgefundener natürlicher Kreuzungen oder wirklich spontane Abänderungen darstelle. Bei der Auslese s. g. „spontaner Variationen", oder nach der neuesten Terminologie Mutationen, in der praktischen Züchtung wird meistens wenig Gewicht darauf gelegt, ob diese der einen oder der anderen Kategorie zugehören, was auch von Fruwirth[1]) bei der Aufzählung solcher Fälle beim Weizen hervorgehoben wird, und die meisten Literaturangaben sind deshalb zur Beleuchtung der Frage, inwieweit wirklich spontane Abänderungen bei den Getreidearten stattfinden, wenig verwertbar. Vom theoretischen Gesichtspunkte ist aber selbstverständlich eine genaue Trennung der beiden Kategorien außerordentlich wichtig.

Der Inhalt dieser Abhandlung soll in erster Linie eine Besprechung des Entstehens von Individuen mit abweichender, weißer oder grauer Spelzenfarbe bei Schwarzhafersorten sein. Hier liegen die Verhältnisse relativ einfach. Meine empirischen Beobachtungen über diesen

---

[1]) Die Züchtung d. landw. Kulturpflanzen. Bd. IV. 2. Aufl. 1910, S. 157—158.

Gegenstand habe ich 1907 teilweise dargelegt[1]) damals aber die Frage nach der Entstehungsweise noch nicht definitiv beantwortet, jedoch als wahrscheinliche Möglichkeiten sowohl natürliche Kreuzungen als wirklich spontane Abänderungen angedeutet und eine nähere Auseinandersetzung dieser Frage als notwendig und wichtig erklärt. Seitdem aber jetzt die Resultate einer langen Reihe künstlicher Kreuzungen klar geworden und auch zum Teil zusammengestellt worden sind[2]), scheint der Zeitpunkt angezeigt, auch die genannte Frage näher ins Auge zu fassen. Wenn die gewonnenen Erfahrungen zusammengefaßt und in die Beleuchtung der Kreuzungsergebnisse gestellt werden, dann zeigt sich unzweideutig, daß in diesem Falle sowohl natürliche Kreuzungen als auch ganz spontane Abänderung die Ursache der erblich abweichenden Individuen sein müssen, in voller Bestätigung meiner 1907 vorläufig ausgesprochenen Auffassung.

Das Vorkommen von Farbenabweichungen in schwedischen Hafersorten ist schon lange her von Atterberg[3]) eingehend studiert worden, der an das konstatierte Verhältnis auch mehrere interessante Bemerkungen knüpft. Nach ihm scheint der in Schwarzhaferwaren häufig eingemischte Grauhafer durch Degeneration des echten Typus entstanden, also gar nicht zufällige Beimischung fremder Varietäten zu sein. Der Grauhafer ähnelt nämlich dem gewöhnlichen Typus in Ausbildung, hat somit dieselbe Kornform u. s. w.

Durch besondere Kulturversuche habe ich seit 1900 diesen Vergleich zwischen den Individuen mit abweichender Farbe und den typischen Individuen auf sämtliche äußeren Eigenschaften der Pflanze ausgedehnt. Meine Untersuchungen beziehen sich ferner auf reine Linien, deren Konstanz in bezug auf Farbe die ersten Jahre nach der Vermehrung aus einer einzelnen Pflanze vollständig sicher festgestellt worden ist.

In sämtlichen von mir untersuchten schwarzspelzigen reinen Linien treten, sobald diese in genügend großem Maßstabe vermehrt werden, regelmäßig vereinzelte weiße oder graue Individuen

---

[1]) Om hafresorters konstans. Sveriges Utsädesförenings Tidskrift 1907, S. 228. Ref. in Journal für Landw. 1908, S. 303.

[2]) H. Nilsson-Ehle: Einige Ergebnisse von Kreuzungen bei Hafer und Weizen. Botaniska Notiser 1908, S. 257. — Kreuzungsuntersuchungen an Hafer und Weizen. Lunds Universitets Årsskrift 1909.

[3]) Skandinaviens och Finlands hafrevarieteter. Kalmar 1889.

auf. Während die abweichenden Pflanzen im Felde schwer zu entdecken sind, treten in der gedroschenen Ware die weißen oder grauen Körner deutlich hervor. Schwarzer Glockenhafer zeigte nach mehrjährigem praktischem Anbau im Jahre 1907 40—70 weiße Körner per *kg*. Schwarzer Großmogulhafer unter gleichen Verhältnissen 50—125 graue und weiße Körner per *kg*. Nach möglichst genauem Entfernen der abweichenden Körner wurde der Gehalt derselben in der Nachkommenschaft bis auf 10—30 Körner per *kg* herabgebracht. Vollständig reine Partien von den Schwarzhafersorten ist es aber bis jetzt nicht gelungen hervorzubringen.

Daß die genannten Abweichungen in Schwarzhafersorten nicht oder nur zum geringsten Teil mechanische Beimischungen anderer Varietäten sind, wurde, wie schon gesagt, schon von Atterberg klar erkannt und hervorgehoben. Solche Beimischungen sind selbstverständlich schwer ganz zu vermeiden, kommen auch tatsächlich vor, sind aber im Vergleich zu den sicheren Nicht-Beimischungen von ganz untergeordneter Bedeutung. Unter keinen Umständen können die Grauhaferabweichungen mechanische Beimischungen sein, denn Grauhafer wird in den betreffenden Gebieten Schwedens gar nicht angebaut, und der in gewissen inneren Teilen Smålands noch angebaute Grauhafer, „Spethafer", trägt einen leicht erkennbaren Charakter ganz anderer Art als die hier zu besprechenden Abweichungen.

Natürliche Kreuzungen mit Grauhafervarietäten sind aus denselben Gründen im großen Betriebe als ganz ausgeschlossen zu betrachten. Auch in den Versuchsfeldern waren, praktisch genommen, nur geringe Möglichkeiten zu natürlicher Kreuzung mit Grauhaferformen, da nur ganz wenige solche angebaut wurden. Jedenfalls müssen Kreuzungen mit Grauhafer viel seltener vorkommen als Kreuzungen mit Weißhafer. Dagegen haben meine Kreuzungsuntersuchungen eine Reihe verschiedener Fälle gezeigt, wo aus Kreuzung schwarzspelziger Varietäten mit weißspelzigen, grauspelzige Individuen in bestimmter Anzahl in F_2 entstehen, und zwar, wie es die Untersuchungen sicher zeigen, weil die schwarzkörnige Varietät nebst dem Faktor für schwarz (S) auch den selbständigen Faktor für grau ($Gr.$) enthält. Die graue Farbe wird von der schwarzen verdeckt, unsichtbar gemacht, muß aber bei Kreuzung mit weißen Sorten losgemacht werden:

Schwarz × Weiß
S Gr. × *s gr.*
F_1 : *S s Gr. gr.*
Gameten : *S Gr., S gr., s Gr., s gr.*

In F_2 werden von den 16 Gametenverbindungen 3 (*s Gr.* × *s Gr.*, *s Gr.* × *s gr.* und *s gr.* × *s Gr.*) grau ergeben, sofern grau über weiß dominiert, was jedoch nur unvollständig der Fall ist; die homozygotische Verbindung *s Gr.* × *s Gr.* wird jedenfalls immer deutlich grau.

Auch durch natürliche Kreuzungen mit Weißhafersorten müssen somit, sobald die schwarze Sorte auch die graue Farbe besitzt, graukörnige Individuen nebst weißkörnigen entstehen. Durch spontanes Wegfallen des Faktors für schwarz von einer solchen schwarzen Sorte, mit der Konstitution *S Gr.*, wird die Farbe selbstverständlich grau (*s Gr.*), und erst wenn auch der Faktor für grau wegfällt, wird die Farbe weiß (*s gr.*)

Hierin haben wir aber gleich eine Möglichkeit einigermaßen zu beurteilen, ob in einem bestimmten Falle natürliche Kreuzung mit Weißhafer oder spontanes Wegfallen des Schwarzfaktors die Ursache des Entstehens grauer Individuen aus einer schwarzen *S Gr.*-Linie ist. Im ersten Falle muß ein Teil der abweichenden Individuen weiß werden, und zwar wenigstens ein Viertel (oder noch mehr, wenn die graue Farbe an den Heterozygoten nicht immer deutlich ersichtlich ist). Im letzteren Falle können zwar weiße Individuen durch spontanes Wegfallen des Graufaktors entstehen, aber sie müssen unter der Voraussetzung, daß der Graufaktor nicht öfter wegfällt als der Schwarzfaktor, ungemein seltener sein als nach Kreuzung mit Weißhafersorten.

Gerade von diesem Gesichtspunkte aus habe ich 1909 die sämtlichen bei genauer Durchmusterung der Ernte von einer auf etwa 0·3 Hektar angebauten Vermehrung der schwarzspelzigen reinen Linie *01004* (Fyrishafer) [1]) gefundenen Abweichungen näher untersucht.

[1]) Pedigreesorte aus schwed. schwarz. Landeshafer (Roslagshafer). 01004 war in den ersten Jahren nach der Vermehrung aus einer einzelnen Pflanze (1906—1907) konstant schwarzkörnig. Ueber die Ernte des dritten Vermehrungsjahres (1908) fehlen Angaben. 01004 ist mittelst Kreuzungen mit Weißhafer vorläufig nicht analysiert worden. Es ist aber nach dem Folgenden offenbar, daß sie die graue Farbe nebst der schwarzen besitzt, in derselben Weise wie eine Reihe anderer, bei Kreuzungen untersuchter Schwarzhaferlinien (0660, 0668, 0670, 0691, 0450; vgl. Kreuzungsuntersuchungen, S. 25—29, 45).

Von 700 *kg* wurden 2891 Körner ohne schwarze Farbe ausgetrennt. Von diesen abweichenden Körnern waren die bei weitem meisten, oder 2774, grau, nur 115 weiß; außerdem wurden 2 gelbe Körner gefunden. Die weißen waren somit bedeutend seltener, als was sie nach natürlicher Kreuzung mit Weißhafer hätten sein sollen. Es läßt sich schon daraus schließen, daß die grauen Körner nur zum geringen Teil durch natürliche Kreuzung mit Weißhafersorten entstanden sein können, sondern größtenteils aus spontanem Wegfallen des Schwarzfaktors hervorgegangen sein müssen. Dies zeigt sich auch noch an der Beschaffenheit der grauen Körner (wenigstens deren Hauptmasse), die in allen Einzelheiten, mit Ausnahme der Farbe, die charakteristischen Merkmale der Sorte 01004 in bezug auf Größe, Form, Begrannung und Behaarung zeigen [1]), was durch die folgende Tabelle teilweise beleuchtet wird.

Größe der Körner	typische schwarze Körner von 01004	graue abweichende Körner
Gewicht per 500 Körner, Wägung a)	14·74 *g*	14·50 *g*
„ „ „ „ „ b)	14·85 „	14·85 „
„ „ „ „ „ c)	14·54 „	14·78 „
„ „ „ „ „ d)	14·84 „	14·64 „
Mittl. Gewicht per 500 Körner	14·74 *g*	14·69 *g*
„ „ „ 1000 „	29·48 „	29·38 „

Begrannung	typische schwarze Körner von 01004	graue abweichende Körner
Von 200 Außenkörnern waren begrannt	7	4
„ „ „ „ „	4	9
„ „ „ „ „	7	10
„ „ „ „ „	6	9
„ „ „ „ „	8	7
Von 1000 Außenkörnern begrannt	32	39
Begrannungsfrequenz	3·2 %	3·9 %

Sowohl an Korngröße als Begrannungsfrequenz zeigen somit die grauen Körner die allernächste Uebereinstimmung mit den typischen schwarzen.

---

[1]) Für diesbezügliche Untersuchungen ist *Avena sativa* ein besonders günstiges Objekt, weil so viele gut unterscheidende Merkmale schon an den Aehrchen vorkommen.

Auch in bezug auf Form und Behaarung ist die Uebereinstimmung eine vollständige. 01004 (Fig. 1) ist durch kurze Spelzen ausgezeichnet; die größte Breite und Tiefe des Korns liegt im allgemeinen etwas unterhalb der Mitte; von ganz derselben Form sind die grauen Körner. Bei den schwarzen und den grauen Körnern ist die Rachis in ähnlicher Weise regelmäßig kurz behaart, der Callus mit mehr oder weniger kräftigen Büscheln von halblangen Haaren versehen.

Fig. 1. 01004.

Die Nachkommenschaft der jetzt beschriebenen ausgetrennten Körner ist noch nicht untersucht worden. Dagegen wurden einige graue Körner, in einer früheren Vermehrung von 01004 gefunden, im Jahre 1908 ausgesät. Die von diesen Körnern aufgegangenen Pflanzen zeigten in allen Teilen, Habitus, Rispencharakter, sowie auch in bezug auf die Beschaffenheit der Körner, mit Ausnahme der Farbe, vollständige Uebereinstimmung mit 01004.

Die weißen Körner von der 1909-Ernte sind dagegen, wenigstens teilweise, von anderer Form, größer, plumper; ferner sind sie häufiger begrannt (von 80 Außenkörnern 22 begrannt; Begrannungsfrequenz 27,5%, d. h. entschieden höher als bei den schwarzen und grauen). Die Rachis ist vollständig kahl. Infolge dieser Unterschiede sind die weißen Körner wahrscheinlich, wenigstens zum Teil, Beimischungen, da in einer so äußerst geringen Menge solche kaum zu vermeiden sind. Ebenso dürften die gelben Körner, die auch größer und an der Rachis unbehaart sind, Beimischungen sein.

Es ist wohl auch nicht ganz ausgeschlossen, daß natürliche Kreuzungen bei der Bildung der Abweichungen mitgewirkt haben. Infolge sämtlicher angeführten Umstände, besonders der Uebereinstimmung der grauen Abweichungen mit 01004 in allen anderen Hinsichten als der Farbe, kann aber als sichergestellt angesehen werden, daß in diesem Falle natürliche Kreuzungen mit Weißhafer eine sehr unbedeutende Rolle beim Entstehen der grauen Abweichungen gespielt haben, und daß spontanes Wegfallen des Schwarzfaktors die Hauptursache der Abweichungen gewesen ist.

Eine noch nicht berücksichtigte Möglichkeit wäre allerdings Kreuzung mit einer schwarzen Sorte, die im Besitze eines anderen Faktors für schwarz nebst dem Graufaktor wäre, d. h.

$$S_1 \ s_2 \ Gr. \times s_1 \ S_2 \ Gr.$$

Es müßten dann in F_2, anscheinend spontan, graue Individuen (s_1 s_2 *Gr.*) entstehen, ebenso wie bei Kreuzung zweier rotkörnigen Weizensorten in F_2 weißkörnige Individuen entstehen können.[1]) Vorläufig habe ich keine tatsächlichen solchen Fälle beim Hafer gefunden. Denkbar sind sie aber allerdings, da verschiedene Schwarzfaktoren beim Hafer konstatiert worden sind. Gegen diese Annahme spricht wiederum das vollständige Uebereinstimmen der grauen Individuen mit den typischen, was nicht der Fall hätte sein können, wenn Kreuzung mit einer anderen Schwarzhafersorte stattgefunden hätte. Als einzige Annahme bleibt also in diesem Falle zur Deutung der Hauptmasse der Abweichungen das ganz spontane Ausfallen des Schwarzfaktors übrig.

Da die Anzahl der grauen Körner 2774 betrug und 700 *kg* bei einem Gewichte von 29·4 *g* per 1000 Körner 23,809.524 Körner enthalten sollten, ergibt sich ein graues Korn auf 8583 schwarze = 0·012%.

Ganz sichergestellt scheint mir auch das spontane Wegfallen des Schwarzfaktors bei der jetzt zu beschreibenden schwarzspelzigen Linie *01051*[2]). Hier ist das Verhältnis in gewisser Hinsicht genauer untersucht worden. In der dritten Absaat nach einer einzelnen Pflanze, jedoch nur einen Teil der Nachkommenschaft derselben umfassend, wurde 1901 eine grauspelzige Pflanze gefunden, nachdem die betreffende Linie die zwei ersten Jahre nach der Vermehrung aus einer einzelnen Pflanze ganz sicher konstant schwarzspelzig geblieben war.[3]) Neben der Muttersorte im folgenden Jahre, 1902, ausgesät, zeigte diese Pflanze in ihrer Nachkommenschaft, mit Ausnahme der Farbe, in allen Einzelheiten vollständige Uebereinstimmung mit der Muttersorte, indem die sämtlichen charakteristischen Eigentümlichkeiten derselben bewahrt wurden. Der Halme waren somit mehrere auf jeder Pflanze, lang, fein, wenig steif, die Rispen waren ausgebreitet mit

[1]) Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch. Bd. 29, 1911, S. 65.

[2]) Rispenhafersorte aus Schwarz. Tartar. Fahnenhafer getrennt. 01051 ist auch nicht bei Kreuzung analysiert worden, muß aber nach dem Folgenden den Graufaktor nebst dem Schwarzfaktor besitzen.

[3]) 1899 wuchs die erste Nachkommenschaft einer einzelnen Pflanze; 1900 wurden von dieser Nachkommenschaft 600 Körner auf einer s. g.-Kontrollparzelle ausgesät; 1901 wurden von der Ernte dieser Kontrollparzelle wieder 600 Körner ausgesät und unter den daraus entstandenen Pflanzen eine grauspelzige gefunden.

schlaff abstehenden Aesten gerade wie bei 01051. Ebenso waren die Aehrchen vom Typus der 01051 (Fig. 2), in gleicher Weise begrannt und behaart, mit derselben Größe und Form des Korns; die Zeit des Erscheinens der Rispen und die Reifezeit wurden für ganz dieselben Tage annotiert usw. In keiner Hinsicht außer der Farbe bestand ein merkbarer Unterschied. Die graue Linie schien außerdem ebenso konstant zu sein wie die schwarze Muttersorte.

Fig. 2. 01051.

Um die Sache noch genauer zu untersuchen, wurden einige Jahre später (1908) vier Pflanzen der grauen Linie auf separaten Beeten großgezogen. Es zeigte sich dann, daß die daraus entstammenden Parzellen in allen Hinsichten mit einander und, mit Ausnahme der Farbe, auch mit der Muttersorte übereinstimmten. An Durchschnittsproben von den Parzellen wurde die Begrannungsfrequenz und die Mittellänge der Deckspelzen der untersten Blüte bestimmt, wobei die folgenden Zahlen ermittelt wurden:

	Begrannungsfrequenz % (100 Aehrchen gezählt)		Mittlere Länge der untersten Deckspelze *mm* (100 Spelzen gemessen)	
	Zählung a	Zählung b	Messung a	Messung b
01051, Linie 1 . .	74	72	15·8	15·9
„ „ 2 . .	76	82	15·8	15·7
graue Linie 1 . .	76	74	15·5	15·6
„ „ 2 . .	80	82	15·6	15·6
„ „ 3 . .	81	80	15·7	15·7
„ „ 4 . .	82	75	15·7	15·5

Die Zahlen bestätigen im Wesentlichen die rein okulär beobachtete Uebereinstimmung der Parzellen. Jedenfalls ist aus den kleinen Zahlendifferenzen eine Verschiedenheit der Parzellen nicht mit Sicherheit abzuleiten.

Es kann nur noch hinzugefügt werden, daß die äußerlich beobachtete Uebereinstimmung sowohl den allgemeinen Habitus, Höhe der Pflanzen, Breite, Stellung, Farbenuance der Blätter, Rispentypus usw. als auch Entwicklungszeit, Halmfestigkeit u. d. umfasste.

Es läßt sich aus diesen Ergebnissen des Jahres 1908 noch sicherer schließen, daß bei der grauen Parzelle des Jahres 1902

keine Spaltung vorlag, d. h. daß die graue Pflanze nach ihrem ersten Entstehen konstant blieb.

Bei spontanem Wegfallen des Schwarzfaktors ist das sofortige Konstantbleiben des neuerscheinenden rezessiven Merkmales selbstverständlich, wie nicht näher ausgeführt zu werden braucht. Wenn der Schwarzfaktor aus einer Gamete wegfällt, muß sich diese Gamete mit einer typischen schwarzen vereinigen, und das erste Resultat wird eine schwarze F_1-Pflanze, die erst in der nächsten Generation nichtschwarze Pflanzen erzeugen kann; diese müssen dann konstant bleiben. Der Umstand, daß die Veränderung nur diesen einzigen Punkt betrifft, also monohybrider Natur ist, da die grauen Individuen die übrigen Eigenschaften der Muttersorte konstant behalten, kann nur mit spontanem Wegfallen in Einklang gebracht werden. Wenn natürliche Kreuzung mit Weißhafer das Erscheinen des grauen Individuums verursacht hätte, dann wäre es schon eigentümlich, daß gerade das homozygot graue Individuum, das unter den nichtschwarzen Individuen nur einmal auf vier gebildet werden kann (*s Gr.* × *s Gr.*), gefunden wurde. Wie schon bemerkt, ist aber bei Kreuzung verschiedener Linien die Spaltung stets so kompliziert, daß es kaum jemals gelingt, schon in F_2 die Elternkombinationen ganz unverändert zurückzukriegen. In diesem Falle aber trägt und vererbt konstant die e i n z i g e gefundene Pflanze den Charakter der Elternsorte 01051 (mit Ausnahme der Farbe). Die Unmöglichkeit einer Erklärung durch Kreuzung mit Weißhafer versteht sich dann von selbst.

Aus den letztgenannten Gründen ist auch Kreuzung mit Grauhafer als Ursache ausgeschlossen. Gerade in diesem Falle wäre eine solche Annahme sonst nicht unwahrscheinlich, da eine Grauhaferlinie, 01054, in der Nähe von 01051 angebaut wurde. 01054 ist aber durch fast ganz grannenlose, viel kürzere Spelzen von tiefer grauer Farbe, kleineres Korn, frühere Reife u. s. w. charakterisiert. Im Falle natürlicher Kreuzung wäre die in 01051 gefundene graue Pflanze eine F_2-Pflanze und die Konstanz der grauen Farbe derselben dann zwar selbstverständlich; vollständig unwahrscheinlich wäre aber, daß gerade die einzige gefundene F_2-Pflanze auch in übrigen Eigenschaften konstant sein und mit 01051 übereinstimmen sollte, da 01051 und 01054 sich in vielen, immer kompliziert sich aufspaltenden Merkmalen unterscheiden.

Als alleinige Annahme bleibt also in diesem Falle das spontane Wegfallen des Schwarzfaktors übrig.

Auch bei den mehrere Jahre im Großen angebauten Pedigreesorten *0401* Schwarzer Glockenhafer und 0450 Schwarzer Großmogulhafer [1]) müssen die jetzt in der Großkultur vorfindlichen Farbenabweichungen ihrem Charakter nach hauptsächlich spontanen Veränderungen ihr Entstehen verdanken. Im Jahre 1908 prüfte ich die Nachkommenschaft einer Anzahl aus Mustern von großen Feldern gepflückter weißer oder grauer Körner. 0401 besitzt nach mehreren übereinstimmenden künstlichen Kreuzungen mit Weißhafer nur den Schwarzfaktor. In Uebereinstimmung damit sind die abweichenden Körner nicht, wie in den vorigen Fällen, grau sondern weiß. Ebenso wie bei 01004, sobald diese von einer einzelnen Pflanze aus in genügendem Maßstabe vermehrt wurde, graue Abweichungen sich einstellten, ebenso regelmäßig kommen bei 0401 in sämtlichen Vermehrungen, die im Laufe der Jahre von einzelnen Pflanzen aus gezogen worden sind, nur weiße Abweichungen vor (von Beimischungen abgesehen).

Dieser Umstand verdient auch bemerkt zu werden. Hätten natürliche Kreuzungen mit Grauhafer irgend welche Bedeutung für das Entstehen der Abweichungen gehabt, dann läge kein Grund vor, weshalb die eine Sorte immer graue, die andere weiße ergeben sollte, denn die Möglichkeiten für Kreuzung mit Grauhafer sind im allgemeinen etwa dieselben gewesen; man hätte dann auch bisweilen graue Körner in 0401 finden müssen, was aber trotz Untersuchung zahlreicher Muster nie gelungen ist. Selbstverständlich ist es aber, daß natürliche Kreuzungen mit Weißhafer in den Fällen wo der Graufaktor fehlt, wie bei 0401, nur weiße Abweichungen hervorrufen können, wogegen schwarze Sorten, die den Graufaktor nebst dem schwarzen besitzen, durch Kreuzungen mit Weißhafer regelmäßig graue Abweichungen (nebst weißen) liefern müssen. Die Regelmäßigkeit der verschiedenen Sorten, graue bezw. weiße Abweichungen zu geben, widerlegt also nicht an sich die Annahme von natürlichen Kreuzungen.

Von den ausgesäten etwa 30 weißen Körnern aus 0401 ergab nur eines eine Pflanze, die eine deutliche Beimischung einer anderen in der Großkultur angebauten Sorte (Hvitling) darstellte. Ein gefundenes gelbes Korn erwies sich als Beimischung

---

[1]) Beide Rispenhafersorten, aus Schwarz. Tartar. Fahnenhafer getrennt.

von Goldregenhafer. Hvitling und Goldregen sind beide an den Spelzen gänzlich unbegrannt und unbehaart und waren sowohl dadurch als auch durch größeres, volleres, anders geformtes Korn, anders gebaute Rispe, breitere Blätter, früher erscheinende Rispen u. s. w. leicht von den übrigen Pflanzen unterscheidbar. Die Mehrzahl dieser letzteren zeigte dagegen die allernächste Uebereinstimmung mit der nebenan angebauten 0401, mit Hinsicht auf alle die charakteristischen Eigentümlichkeiten derselben. Im Gegensatz zu den meisten Weißhafern gehen die Rispen bei 0401 ziemlich spät aus, die Reife ist aber trotzdem relativ früh. Die Rispe ist ausgebreitet mit schief aufstehenden — horizontalen, steifen Aesten, jedoch etwas lockerer als bei den meisten bei Svalöf angebauten weißen Steifrispensorten. Die Hüllspelzen sind glockenförmig abstehend. Die unteren Deckspelzen sind ziemlich allgemein begrannt, am Callus kurz und schwach behaart; die Rachis ist nur mit sehr spärlichen kurzen Haaren versehen oder ganz kahl (Fig. 3). Die Uebereinstimmung dehnte sich jedoch nicht nur auf alle diese Merkmale aus, sondern auch auf eine Reihe anderer, wie Farbenton, Breite, Stellung der Blätter, Größe und Form der Körner, was alles allerdings schwierig näher zu beschreiben ist. An der Mehrzahl der Pflanzen waren, mit Ausnahme der Farbe, keinerlei Differenzen von 0401 zu konstatieren. Diese vollständige Uebereinstimmung umfaßte aber nicht alle Pflanzen. Eine war durch mehr zusammengezogene Rispe deutlich verschieden; einige andere wichen durch schwächere Begrannung oder längeres Korn ab; noch eine andere war allen übrigen deutlich ungleich durch langbehaarten Callus wie bei der folgenden Sorte. Eine sichere Grenze zwischen den mit 0401 vollständig übereinstimmenden Pflanzen und den übrigen läßt sich allerdings nicht ziehen; es mag aber festgehalten werden, daß die meisten Pflanzen nach weißen Körnern, mit Ausnahme der Farbe, 0401 so ähnlich sind, daß sie, wenn sie die schwarze Farbe besessen hätten, ohne Bedenken mit 0401 hätten identifiziert werden müssen.

Fig. 3. 0401

Bei der Sorte *0450* sind die Abweichungen größtenteils grau. Eine Untersuchung der Nachkommenschaft abweichender Körner ergab noch sicherere Uebereinstimmung mit der Muttersorte als

bei 0401. 0450 ist eine sehr charakteristische, leicht erkenntliche Sorte. Die Halme sind hoch, die Blätter schmal, die Hüllspelzen ebenso die Deckspelzen ausgezogen schmal lang gespitzt; der Callus ist lang behaart, die Rachis kräftig behaart (Fig. 4). Eine von einem weißen Korn stammende Pflanze erwies sich als deutliche Beimischung (Ligowo); 15 Abkömmlinge grauer Körner waren in keiner Hinsicht außer der Farbe von 0450 zu trennen, nur eine wich von 0450 noch ab durch vollständigen Mangel an Behaarung am Callus, fast unbehaarte Rachis und erheblich schwächere Begrannung, besaß aber sonst den Typus von 0450, die langen schmalen Spelzen derselben usw.

Fig. 4. 0450.

Nach dem Angeführten ist es wohl kaum daran zu zweifeln, daß natürliche Kreuzungen nur eine teilweise Rolle beim Zustandekommen der Abweichungen bei 0401 und 0450 gespielt haben. An dem Vorkommen natürlicher Kreuzungen zweifle ich allerdings gar nicht. Von den vergleichenden Sortenversuchen bei Svalöf, wo eine Reihe verschiedener schwarzen, weißen und gelben Sorten unweit von einander Jahr nach Jahr angebaut werden, sind Farbenabweichungen von 0401 und 0450 sowie von fast allen Sorten getrennt worden, welche außer allem Zweifel natürlichen Kreuzungen ihr Entstehen verdanken. Eine nähere Beschreibung von diesen wäre jedoch von geringem Interesse. Kennzeichnend für die Resultate natürlicher Kreuzungen ist freilich nicht immer Spaltung, denn beim fortgesetzten Anbau können allmählich konstante oder annähernd konstante Individuenkombinationen entstehen; eher schon daß die gefundenen Individuen nicht nur an Farbe sondern gleichzeitig in anderen Hinsichten von der Muttersorte abweichen. Unter allen Umständen wäre es in solchen Fällen ganz verfrüht, von spontanem Entstehen der Farbenabweichungen zu reden.

Wenn die Sorten aber in den Großbetrieb kommen, sind die Möglichkeiten zu natürlicher Kreuzung mit anderen Sorten erheblich geringer. Es ist dann leicht verständlich, vor allem wenn die Aussaat der schwarzkörnigen Sorte von Weißhafer nach und nach gereinigt wird, daß die grauen oder weißen Körner

zuletzt überwiegend aus neuentstandenen spontanen Abweichungen bestehen müssen, welche, solange die Veränderung nur den Schwarzfarbenfaktor betroffen hat, in anderen Hinsichten mit der Muttersorte übereinstimmen müssen.

Aus einer in den Versuchsfeldern 1907 gewachsenen Vermehrung der Sorte *0670* [1]), welche nach Kreuzungsuntersuchungen den Graufaktor nebst dem Schwarzfaktor besitzt, wurden graue und weiße Körner ausgepflückt und ihre Nachkommenschaft untersucht. Es ergab sich dabei erhebliche Ungleichförmigkeit, indem die Pflanzen zum Teil, obwohl in einigen Merkmalen mit 0670 deutlich verwandt, in anderen Hinsichten sehr deutlich von derselben abwichen. [2]) Allem Anscheine nach spielte natürliche Kreuzung hier die Hauptrolle; ob spontane Veränderung daneben vorkam, konnte bei dem geringen Material nicht entschieden werden.

Es mag nur noch kurz erwähnt werden, daß auch bei allen anderen anfangs konstanten Schwarzhaferlinien, die in genügendem Maßstabe vermehrt und von mir untersucht worden sind, weiße oder graue Abweichungen sich gezeigt haben. Aus den Annotationen geht oft die nahe Uebereinstimmung der gefundenen Körner mit der Muttersorte, was andere Merkmale betrifft, hervor; näher untersucht wurden aber die Abweichungen in diesen Fällen nicht.

Aus den vorliegenden Tatsachen läßt sich zwar nur auf Umwegen beweisen, daß bei der Bildung nichtschwarzer Abweichungen aus schwarzen Sorten spontanes Wegfallen des Schwarzfaktors mitspiele. Um den vollständigen Beweis zu führen, wäre es allerdings notwendig, die Möglichkeiten für Fremdbefruchtung vollständig auszuschließen, eine Aufgabe, die jedoch ebenso leicht zu stellen als in diesem Falle, wo es sich stets um große Individuenanzahl handelt, schwer zu erfüllen ist.

Auch ist es mir vorläufig nicht gelungen, dem Entstehen dieser spontanen Abweichungen in der Weise zu folgen, wie es bei den Fällen spontanen Wegfallens eines Hemmungsfaktors beim Hafer möglich war. [3]) Im letzteren Falle konnten die Abweichungen im ersten Stadium, als primäre Heterozygoten, gefunden werden, weil diese von den typischen Pflanzen meistens deutlich abwichen.

---

[1]) Pedigreelinie von Deutsch. Moorhafer.

[2]) Dieser Fall wurde schon in meinen Kreuzungsuntersuchungen S. 29 kurz erwähnt.

[3]) Ueber Fälle spontanen Wegfallens eines Hemmungsfaktors beim Hafer. Zeitschr. indukt. Abst.- u. Vererbungslehre, Bd. V, 1911, S. 1.

Diese primären Heterozygoten spalteten in der Nachkommenschaft in gewöhnlicher Mendelscher Weise die drei Kategorien aus: a) mit dem Faktor homozygotisch, b) mit dem Faktor heterozygotisch und c) ohne den Faktor, und zwar im Verhältnisse 1 : 2 : 1. Die nächstliegende Annahme war deshalb, daß der betreffende Faktor aus einer Gamete wegfalle, daß aber diese Gamete sich mit einer typischen vereinigen müsse, woraus die primäre Heterozygote entstehe.

Ob auch die vermuteten spontanen Farbenabweichungen diese Entstehungsweise haben, muß vorläufig unbeantwortet bleiben. Die Schwierigkeit, sofern das heterozygotische Stadium zuerst gebildet wird, liegt hier darin, daß die primären Heterozygoten infolge Dominanz der Farbe von den typischen Pflanzen nicht unterschieden werden können. Vielleicht wird es doch auch hier einmal gelingen, dem Entstehen der Abweichungen näher zu folgen.

Trotz dieser Unvollständigkeit der bisher gewonnenen Ergebnisse scheint mir jedoch eine Darstellung derselben berechtigt, zumal man aus angedeuteten Gründen hier überhaupt nur schwierig weiter als zu indirekten Beweisen gelangen kann.

Der wichtigste indirekte Beweis, daß spontanes Wegfallen des Schwarzfaktors eine Ursache der Bildung weißer und grauer Abweichungen in den besprochenen Schwarzhafersorten ist, kann folgendermaßen kurz formuliert werden:

1. Kreuzungen mit anderen Sorten resultieren nach der Erfahrung stets in eine sehr komplizierte Aufspaltung, es wird eine Unmenge von Kombinationen gebildet, unter denen man sogar bei großem Versuchsmaterial kaum oder wenigstens nur selten die echten Elternkombinationen wieder findet; bei Kreuzung z. B. von 0401 Schwarzem Glockenhafer mit weißen Sorten wie Ligowo bekommt man nicht oder nur selten echten „weißen Glockenhafer“.

2. In den hier beschriebenen Fällen, wo von spontaner Veränderung als Ursache überhaupt die Rede war, gleicht aber ganz umgekehrt die Hauptmasse der weißen oder grauen Abweichungen der schwarzen Muttersorte (mit Ausnahme der Farbe) so vollständig, daß dieselben als ihr weißes oder graues Gegenstück angesehen werden können.

Dieser Gegensatz ist so auffallend, daß man, ohne die Rolle natürlicher Kreuzungen zu unterschätzen, unbedingt zu der An-

nahme gelangen muß, daß spontanes Wegfallen des Schwarzfaktors eine wichtige Rolle beim Entstehen der weißen und grauen Abweichungen in Schwarzhafersorten spielt. Nur mit dieser Annahme lassen sich sämtliche Tatsachen in Einklang bringen.

Allem Anschein nach ist spontanes Wegfallen des Schwarzfaktors eine zwar seltene, wohl nur einmal auf viele Tausende von Individuen eintreffende, aber nicht desto weniger ganz regelmäßige Erscheinung, welche alle anfangs konstanten Schwarzhafersorten kennzeichnet, sobald diese in genügendem Umfang kultiviert werden.

Im schroffen Gegensatz zu den jetzt besprochenen, teilweise sicher spontanen weißen oder grauen Abweichungen in Schwarzhafersorten stehen die schwarz gefärbten Abweichungen, die in Weiß- und Gelbhafersorten gefunden werden.

Erstens sind diese in der großen Praxis überall viel seltener. Während in den anfangs konstanten Schwarzhaferlinien, wie oben gesagt, der Gehalt an weißen — grauen Körnern in der Großkultur in wenigen Jahren auf 50—100 Körner per *kg* steigen kann, wodurch der gemischte Charakter des Saatguts ziemlich auffallend wird, ist ein entsprechend gemischter Charakter bei keiner einzigen im Großen gebauten, anfangs konstanten Weißhaferlinie zu bemerken. Der Gehalt ist höchstens ein oder ein paar schwarze Körner per *kg*, und in vielen Fällen wird man bei Durchmusterung mehrerer *kg* überhaupt keine schwarzen Körner finden. Dies findet zum Teil, wie ich 1907 hervorgehoben habe, seine Erklärung darin, daß die von natürlichen Kreuzungen herrührenden Farbenabweichungen — im Gegensatz zum Verhältnisse bei den Schwarzhafersorten — leicht zu entfernen sind, weil die Heterozygoten schwarz sind: vollständige Reinigung des Saatguts von schwarzen Körnern wird auf einmal auch alle Heterozygoten entfernen, und in der Nachkommenschaft wird es keine schwarzen Körner mehr geben, sofern keine neuen Kreuzungen oder spontane Bildung schwarzer Individuen stattfinden.

Die relative Seltenheit der schwarzen Abweichungen in Weißhafer kann aber nicht nur davon herrühren. Es können Weißhafersorten — ohne Reinigung von schwarzen Körnern — erfahrungsgemäß jahrelang angebaut werden, ohne daß das geringste Zunehmen des Schwarzhafergehalts konstatiert werden kann.

Dies deutet entweder darauf hin, daß die schwarzen Abweichungen lauter Folgen natürlicher Kreuzungen sind, die ja nur unter besonderen geeigneten Umständen eintreffen können, oder auch daß spontane Abänderung von weiß zu schwarz, wenn sie überhaupt vorkommt, viel seltener ist als von schwarz zu weiß.

Mit dieser auf nur praktischer Erfahrung gegründeten Auffassung stehen die näher untersuchten Tatsachen in vollster Uebereinstimmung. Ebenso leicht wie natürliche Kreuzungen als die Ursache der schwarzen Abweichungen konstatiert werden können, ebenso zweifelhaft ist dagegen bis jetzt spontanes Entstehen schwarzer Individuen in weißen Sorten.

In den Sortenversuchen, wo schwarze, weiße und gelbe Sorten in der Nähe von einander gebaut werden, treten Produkte natürlicher Kreuzungen, wie bekannterweise schon Rimpau[1]) zeigte, nicht selten auf. Es ist mir von den Svalöfer Versuchsfeldern sogar keine einzige weiße oder gelbe Sorte bekannt, die unter solchen Umständen schwarze Individuen nicht erzeugt hat.[2]) Diese schwarzen Pflanzen ergeben in der Nachkommenschaft eine äußerst komplizierte Spaltung, ganz wie künstliche Kreuzungen. In gelben Sorten gefundene schwarze Individuen spalten in der Nachkommenschaft in schwarz, gelb, weiß in zu erwartender Weise[3]) auf; wo Fahnenhafer und Rispenhafer gekreuzt werden können, entsteht Spaltung in Fahnen- und Rispentypen. Ferner entsteht durch komplizierte Aufspaltung oft sehr starke Variation an Begrannung, Länge der Spelzen, Behaarung und überhaupt an sämtlichen trennenden Merkmalen. Bei den schwarzen Abweichungen ist es mir bis jetzt in keinem Falle gelungen, den entsprechenden Sortencharakter im übrigen ganz zu behalten, z. B. „schwarzen Ligowo“ oder „schwarzen Hvitling“ zu züchten,

---

[1]) Kreuzungsprodukte landw. Kulturpflanzen. Landw. Jahrbüch. 1891.

[2]) In früheren Jahren wurden bei Svalöf jährlich Hunderte von Parzellen, solchen natürlichen Kreuzungen beim Hafer zugehörend, angebaut (vgl. Sveriges Utsädesförenings Tidskr., jährliche Feldkataloge 1898—1902). Seitdem werden aber, statt Verwertung zufälliger natürlicher Kreuzungen, künstliche, zielbewußte Kreuzungen ausschließlich benutzt.

[3]) Nicht nur in schwarz, gelb, wie der Fall hätte sein müssen, wenn bei einer gelben Sorte der Schwarzfaktor spontan zukäme. Kreuzungen von gelben Sorten mit schwarzen ohne den Gelbfaktor ($sG \times Sg$) müssen dagegen in F_2 immer weiße Individuen ($sg \times sg$) nebst gelben und schwarzen ausspalten; eine Reihe solcher Fälle sind in meinen „Kreuzungsuntersuchungen“ S. 42—51 beschrieben.

während, wie oben ausgeführt wurde, „weißer Glockenhafer“, „grauer Stormogul“ von den betreffenden schwarzen Sorten leicht zu trennen sind. Auch die in der Großkultur gefundenen und von mir untersuchten schwarzen Abweichungen zeigen ein entsprechendes Verhalten. Aus Ligowo wurde z. B. eine braune charakteristische, mit keiner früher bekannten Sorte identische Form isoliert (0490). Diese weicht aber in vielen anderen Hinsichten als der Farbe vom echten Ligowo ab, in Blattbreite, Wachstumsmodus, Rispentypus, Begrannung, Reifezeit u. s. w., ist eine andere Kombination, die nur teilweise die charakteristischen Züge des Ligowohafers besitzt.

Aehnliche Beispiele könnten viele angeführt werden.

Die von mir bisher untersuchten schwarzen Abweichungen in Weißhafersorten sind immer neue, in mehreren Hinsichten abweichende Kombinationen, von ganz demselben Charakter wie die durch künstliche Kreuzungen entstandenen, und stehen daher in scharfem Gegensatz zu den spontanen[1]), durch Wegfallen des Schwarzfaktors entstandenen weißen oder grauen Abweichungen in Schwarzhafersorten, die mit Ausnahme der Farbe mit der Muttersorte übereinstimmen.

Hiermit soll nun nicht die Möglichkeit von spontanem Zukommen des Schwarzfaktors in der einen oder anderen Weise bei einer weißen Linie bestritten werden. Nur ist der experimentelle Nachweis eines solchen spontanen Zukommens des Schwarzfaktors mir wenigstens bis jetzt noch nicht gelungen, was vor allem in Betracht des kolossalen Umfanges, in welchem die Getreidearten angebaut werden, besonders auffallen muß. Mit Sicherheit mag behauptet werden, daß, wenn Fälle spontanen Zukommens des Farbenfaktors überhaupt vorkommen, diese noch sehr viel seltener als die Fälle von Wegfallen sein müssen.

Dies scheint aber mit Hinsicht auf spontane Veränderungen bei den Pflanzen überhaupt eine immer allgemeinere Auffassung

---

[1]) Mit „spontanen“ Variationen wird hier selbstverständlich nur gemeint, daß sie in keinem Zusammenhange mit Kreuzungen stehen, sondern aus anderen, unbekannten Ursachen herrühren.

zu werden, welche von Baur[1]) in folgender Weise ausgedrückt wird: „Merkwürdig, und vorläufig nicht recht verständlich, ist aber der Umstand, daß von den wirklich sicher festgestellten Mutationen die große Mehrzahl, — wenn nicht überhaupt alle! — Verlustmutationen sind, d. h. die neu entstandenen Sippen verhalten sich bei Kreuzung mit der Stammrasse immer so, daß wir den Unterschied ungezwungen auf das Fehlen einer einzigen Erbeinheit zurückführen können".

Eine nähere Auseinandersetzung, inwieweit Faktoren spontan zukommen, soweit auch ob, beim Wegfallen bezw. Zukommen von Faktoren, neue bisher nicht bekannte Merkmalspaare, neue Differenzpunkte entstehen, dürfte aber künftig gerade eine der wichtigsten Aufgaben der experimentellen Genetik werden.

Für solche Untersuchungen ist eine genaue Kenntnis der Faktoren die notwendige Voraussetzung. Erst Mendels Entdeckungen haben demnach die Grundlage geschaffen, auf welcher dieser Kernpunkt der Entwicklungslehre allmählich erforscht werden kann.

Figurenerklärung.

Fig. 1. 01004, Fyrishafer, unterste Blüte des Aehrchens, von der Bauchseite.

Fig. 2. 01051, unterste Blüte des Aehrchens, von der Bauchseite.

Fig. 3. 0401, Schwarz. Glockenhafer, unterste Blüte des Aehrchens, von der Bauchseite.

Fig. 4. 0450, Schwarz. Großmogulhafer, unterste Blüte des Aehrchens, von der Bauchseite.

---

[1]) Einführung in die experimentelle Vererbungslehre. Berlin 1911, S. 197. — Vgl. auch Hagedoorn: Autokatalytical substances the determinants for the inheritable charakters. Vorträge und Aufsätze über Entw. mechanik d. Organismen, herausgegeben von W. Roux. Heft 12. Leipzig 1911.

Defective inheritance-ratios in Bursa hybrids.

By Dr. **George Harrison Shull,**

Station for Experimental Evolution, Cold Spring Harbor, Long Island, New York.

Several years ago (1905—1907) I was making extensive cultures of *Bursa (Capsella) bursa-pastoris*, of *Bursa Heegeri*, and of hybrids between these two species. *Bursa Heegeri* is generally conceded to have originated from *B. bursa-pastoris* by a recent mutation and has been found in nature only once in a situation which would warrant the belief that it had not been derived from a near-by experimental culture. Although a number of specimens were found by Professor Heeger at the original locality on the market-place at Landau, Germany, in 1897, so far as is now known these represented a single elementary form or biotype. *Bursa bursa-pastoris*, on the other hand, is of almost world-wide distribution, and presents an unknown number, but certainly a large number, of distinct biotypes.

In my cultures of the latter species I found four forms of rosette which were related to one another as the four terms of a Mendelian di-hybrid. These four biotypes were named and described as follows:[1])

Type (a). *Bursa bursa-pastoris heteris* has the leaves divided to the mid-rib, the terminal lobe being usually separated from the nearest lateral lobes by clean, deep incisions. The lateral lobes consist essentially of two features, an elongated proximal portion, the „primary lobe", and a more or less rounded or

[1]) „Results of crossing *Bursa bursa-pastoris* and *Bursa Heegeri*". 6 pp. Proceedings Seventh International Zoological Congress, Boston Meeting, August 19—24 1907. „Advanced reprint" issued in 1910.

„*Bursa bursa-pastoris* and *Bursa Heegeri:* Biotypes and hybrids". 57 pp., 23 text-figs., 4 pls., Publ. No. 112, Carnegie Institution of Washington, 1909.

angular portion, the „secondary lobe", in the distal axil of the primary lobe.

Type (b). *Bursa bursa-pastoris rhomboidea* has the leaves divided to the mid-rib as in *B. bp. heteris.* The lateral lobes have an incision on the distal margin setting off the secondary lobe from an *unelongated* primary lobe. There is usually a corresponding incision on the proximal margin of the primary lobe. In the best developed specimens these incisions set off a small terminal portion of each lateral lobe, which is rather blunt or angular at the apex, being generally of rhomboidal form. Less perfectly developed specimens have the incisions very shallow or nearly wanting, but retain the characteristic deep sinuses extending to the mid-rib.

Type (c). *Bursa bursa-pastoris tenuis* differs from both (a) and (b) in that the sinuses do not usually reach the mid-rib. The terminal lobe is not separated from the nearest lateral lobes by deep, clean-cut sinuses, these more distal sinuses being relatively shallow, so that one can with but scant propriety speak of the terminal lobe as a definite morphological structure. All the lateral lobes tend to be elongated and sharp, and no incisions are present to set off a secondary lobe, though in particularly vigorous specimens there may be a slight expansion of leaf-tissue in the region occupied by the secondary lobe in *B. bp. heteris* and *B. bp. rhomboidea.*

Type (d). *Bursa bursa-pastoris simplex*, like *B. bp. tenuis* is scarcely ever divided nearly to the mid-rib, and the lateral lobes are mostly obtuse, sometimes more or less acute, but never long and attenuated. No secondary lobing appears except occasionally a slight denticulation on the margins.

These descriptions refer to the characters of the climax-leaves in well-grown specimens, as all of these types have juvenile leaves entirely unlobed and indistinguishable from the juvenile leaves of the other forms, and the late rosette-leaves and stem-leaves likewise generally lack distinctive features. Under poor cultural conditions plants frequently complete their development, flower, and ripen their seeds, without exhibiting any but these juvenile and senescent characters. The complete procession of leaf-forms in typical specimens of the four described biotypes are shown in the plates I—IV.

The production of a considerable number of hybrid families representing the various possible combinations of these four biotypes has demonstrated that their gametic formulae may be aptly represented by the conventional Mendelian symbols, as follows:

B. bp. heteris . . *AB*

B. bp. rhomboidea . *aB*

B. bp. tenuis . . *Ab*

B. bp. simplex . . *ab*

By comparing these formulae with the descriptions of the different forms it will be seen that *A* is responsible for the long, sharp character of the primary lobe in *B. bp. heteris*, and the attenuation of the lobes in *B. bp. tenuis*, while *B* produces the division of the leaf to the mid-rib and the resultant definiteness of the terminal lobe in both *B. bp. heteris* and *B. bp. rhomboidea*, the rounded secondary lobe of *B. bp. heteris*, and the proximal and distal incisions of *B. bp. rhomboidea.*

Bursa Heegeri has the *heteris*-form of rosette, *i. e.* with the gametic formula *AB*, but differs so fundamentally from *Bursa bursa-pastoris* in the characters of the capsules, that if its relationship to the latter species were not so obvious on other grounds, its capsules would cause it to be placed unquestionably in a separate genus. The flat, triangular or cordate form of the *bursa-pastoris* capsule is too familiar to need description. The spur-like valves are firm, and fall readily at the slightest touch when the seeds are ripe. The capsules of *B. Heegeri* are of oval form, surmounted by the short, strong, persistent style, and the valves are thin membranous, not the least inflated, and do not fall when the seeds are mature. The seeds are liberated by an irregular break in the central region of each valve.

When this original genotype of *B. Heegeri* was crossed reciprocally with *B. bursa-pastoris simplex*, the rosette-characters segregated in the F_2, into the four types described above, but the *Heegeri*-type of capsule appeared in only 111 specimens among 2540. The distribution of the several characters in the F_2 are shown in the following table:

Table I.

Bursa bp. simplex (*abC*) × *Bursa H. heteris* (*ABc*)

Ped. No. 056.64 — Ped. No. 059.

↓

Bursa bp. heteris (*ABC*)

Ped. No. 0564.88
Ped. No. 059.89

	Bursa-pastoris Series (*C*)				Heegeri Series (*c*)				
Ped. No.	heteris	rhomboidea	tenuis	simplex	heteris	rhomboidea	tenuis	simplex	*C* : *c*
06196	98	32	36	13	5	2	1	1	19.9 : 1
06197	1032	302	331	78	45	13	13	1	24.2 : 1
06212	317	67	102	21	19	4	7	0	16.9 : 1
Total	1447 :	401 :	469 :	112	69 :	19 :	21 :	2	21.9 : 1
Expected	1368 :	456 :	456 :	152	63 :	21 :	21 :	7	3.0 : 1

The deficiencies seen to be consistently present in all these pedigrees in the number of *rhomboidea* and *simplex* were probably due at least in part to an error of classification, those *rhomboideas* having the greatest elongation of the terminal segment of the lobes having doubtless permitted their classification as minus-fluctuations of *heteris*, and the sharpest-lobed *simplex* as minus-fluctuations of *tenuis*. The greatest surprise was occasioned by a ratio of about 22 : 1 in the form of the capsules, as it was thought probable that the difference between the two forms would be found to be dependent upon the presence and absence of a single gene, the expected ratio on this assumption being 3 : 1.

At the close of the second generation the cultures were necessarily discontinued, and could not be resumed until in the autumn of 1910. The appearance of a paper by Nilsson-Ehle [1]), showing that certain characters of wheat and oats are independently determined by two or more distinct units or genes, gave the suggestion that the capsule-character of *B. bursa-pastoris* might be determined in like manner by two genes, the absence of both of which produces the *Heegeri*-type of capsule, although the observed ratio 22 : 1 is a bad approximation to the expected ratio

[1]) Nilsson-Ehle, H., Kreuzungsuntersuchungen an Hafer und Weizen. pp. 122. 1909. Lund: Hakan Ohlssons Buchdruckerei.

15 : 1, considering the number of individuals involved in the F_2 cultures and the consistent results yielded by three different pedigrees involving reciprocal crosses. After the pedigrees were all arranged in the spring of 1910 for the testing of this hypothesis, Baur[1]) suggested the same possible explanation in a review of one of my papers.

The demonstration of two independent genes for the determination of the same external character is to be found in the composition of the F_3 families grown from self-fertilized F_2 individuals possessing the dominant character in question, — in this instance the *bursa-pastoris* type of capsule. Letting the two supposed genes for the triangular capsule be represented by the symbols *Cc* and *Dd*, the gametic composition in F_2 and the expectation in the F_3 is indicated in the following table:

Table II.

Number of F_2 plants in 16.	Gametic Composition in the F_2	Expected Results in F_3
1	*CDCD*	All *bursa-pastoris.*
2	*CDCd*	All *bursa-pastoris.*
2	*CDcD*	All *bursa-pastoris.*
4	*CDcd*	*Bursa-pastoris* and *Heegeri,* 15 : 1.
1	*CdCd*	All *bursa-pastoris.*
1	*cDcD*	All *bursa-pastoris.*
2	*Cdcd*	*Bursa-pastoris* and *Heegeri,* 3 : 1.
2	*cDcd*	*Bursa-pastoris* and *Heegeri,* 3 : 1.
1	*cdcd*	All *Heegeri.*

The facts shown in this table may be summarized in the statement that among fifteen families raised from F_2 plants having the *bursa-pastoris* type of capsule, there will be on the average seven (1 *CDCD* + 2 *CDCd* + 2 *CDcD* + 1 *CdCd* + 1 *cDcD*) which will breed true to that type, four (*CDcd*) will produce *bursa-pastoris* and *Heegeri* in the ratio 15 : 1 as in the F_2, and four (2 *Cdcd* + 2 *cDcd*) will give these two types of capsules in the ratio 3 : 1. As in all other recessive types, the offspring of F_2 plants having *Heegeri* capsules should produce no plants with *bursa-pastoris* capsules in the F_3.

[1]) Zeitschrift für Induktive Abstammungs- und Vererbungslehre 3 : 341—342, Je 1910.

Eleven families were grown during the winter of 1910—11 from seeds of F_2 plants having *bursa-pastoris* capsules, and five families from plants having *Heegeri* capsules. The results are brought together here in the form of a table.

Table III.

Pedigree Number	Capsule of parent	Rosette of parent	Result in F_3	Ratio capsules	Ratio rosettes
09258	*bursa-pastoris*	*heteris*	1 *H. heteris*	0 : 1	1 : 0
09281	*bursa-pastoris*	*heteris*	307 *bp. heteris*	1 : 0	1 : 0
09284	*bursa-pastoris*	*heteris*	31 *bp. heteris* 11 *bp. tenuis* 5 *H. heteris* 4 *H. tenuis*	4.67 : 1	2.47 : 1
09271	*bursa-pastoris*	*rhomboidea*	175 *bp. rhomboidea* 70 *bp. simplex*	1 : 0	2.50 : 1
09272	*bursa-pastoris*	*rhomboidea*	96 *bp. rhomboidea* 31 *bp. simplex* 2 *H. rhomboidea*	63.5 : 1	3.16 : 1
09273	*bursa-pastoris*	*tenuis*	375 *bp. tenuis*	1 : 0	1 : 0
09274	*bursa-pastoris*	*tenuis*	224 *bp. tenuis* 64 *bp. simplex* 10 *H. tenuis* 2 *H. simplex*	24.0 : 1	3.55 : 1
09283	*bursa-pastoris*	*tenuis*	250 *bp tenuis* 16 *H. tenuis*	15.6 : 1	1 : 0
09275	*bursa-pastoris*	*simplex*	443 *bp. tenuis* 213 *bp. simplex*	1 : 0	2.08 : 1
09275[1]	*bursa-pastoris*	*simplex*	85 *bp. tenuis* 35 *bp. simplex*	1 : 0	2.43 : 1
09276	*bursa-pastoris*	*simplex*	472 *bp. simplex*	1 : 0	0 : 1
09282	*bursa-pastoris*	*simplex*	156 *bp. simplex*	1 : 0	0 : 1
09278	*Heegeri*	*heteris*	7 *H. heteris* 3 *H. rhomboidea* 1 *H. tenuis*	0 : 1	7:3:1:0
09288	*Heegeri*	*heteris*	1 *H. heteris*	0 : 1	1 : 0
09289	*Heegeri*	*heteris*	1 *H. heteris*	0 : 1	1 : 0
09277	*Heegeri*	*tenuis*	167 *H. tenuis* 79 *H. simplex*	0 : 1	2.11 : 1
09290	*Heegeri*	*tenuis*	10 *H. tenuis*	0 : 1	1 : 0

[1] Second sowing.

Several of these families consisted of but one individual each, and these may be left out of account as having no significance. The most interesting is 09258 in which a *bursa-pastoris* parent produced a single *Heegeri* offspring, thus showing that this parent was heterozygous in respect to capsule-character. Six of the eleven families derived from *bursa-pastoris* parents bred true to the *bursa-pastoris* type of capsule, this being slightly in excess of expectation on the assumption that this character is determined independently by two genes, and considerably in excess of the one-third which should have bred true if but one gene differentiated the *Heegeri* capsules from the *bursa-pastoris* capsules of the P_1. However the number of families is wholly inadequate to permit the attachment of any special significance to this closer agreement with the requirements of the two-gene hypothesis. All of the families from parents having *Heegeri* capsules have bred true to the parental character, as they should do to agree with Mendelian interpretation. The four families which split into the two parental types show the ratios, 4.67 : 1, 15.6 : 1, 24.0 : 1, and 63.5 : 1, all of these ratios differing in the same direction but in quite various degrees from the two available ratios 3 : 1 and 15 : 1. Two of the families show a suggestive approximation to the expected ratios, while the other two depart widely from the nearest available ratio 15 : 1. All of these families as well as the three families of the F_2 have shown a smaller proportion of *Heegeri* plants than required by the hypothesis that the *bursa-pastoris* capsules are determined independently by two genes.

It appears to me that the explanation of these results is to be sought in some modifying influence acting upon the normal Mendelian processes. The ratio 4.67 : 1 may then represent a modified ratio of 3 : 1, and the other three ratios may be referred to the ratio 15 : 1. These three families taken together give a ratio of 22.2 : 1, essentially identical with the observed ratio 21.9 : 1 in the F_2, and showing almost exactly the same proportional departure from 15 : 1, that 4.67 : 1 shows from 3 : 1, for 4.67 : 3 = 23.3 : 15.

The nature of the modifying cause or causes which may be operating to produce these defective ratios need not be discussed at length here, as the matter is capable of experimental treatment and is being investigated; but it may be pointed out that either „selective fertilization“ favoring the union of unlike gametes,

or „selective elimination" of the *Heegeri* homozygotes, would produce the observed results. Of these two sources of modified ratios, „selective elimination" seems to be the more promising, because there appears to be at present no satisfactory evidence that „selective fertilization" occurs in any other organism, while „selective elimination" has been clearly demonstrated in Antirrhinum [1]) and in yellow mice.[2]) In both of these, the one class of homozygotes is entirely eliminated, so that the normal ratio 3 : 1 (1 + 2 : 1) becomes 2 : 1. If „selective elimination" is the source of the discrepancies between the theoretical and observed ratios in the capsule-characters of Bursa, its operaton must differ from that in Antirrhinum and in yellow mice in two particulars, namely, there must be only a partial elimination of one homozygous class in Bursa, and this elimination must affect the negative, instead of the positive, homozygotes.

The ratios for the rosette-characters in several of the families also deviate considerably from the expected ratio 3 : 1, and it is a pertinent question whether any of these deviations is significant, or whether they may be accounted for by the errors of random sampling, due to the small size of the families. The fact that several of the ratios lie above 3 : 1 and others below, suggests that at least a considerable part of the variation in the ratios is due to purely chance causes of this kind. The ratio 3 : 1 is the ideal, but can be absolutely expected only when the number of offspring is infinite.

Too little attention is paid by students of genetics perhaps to the probable errors of their results. If we follow Johannsen [3]) in computing the standard deviation in the case of alternative characters by the formula $\sigma = \sqrt{\%p_0 \cdot \%p_1}$, in which $\%p_0$ represents the percentage of individuals in the one class and $\%p_1$ the percentage in the alternative class, it is easy to determine within what limits a single observed ratio might be referred to 3 : 1 with a sufficient degree of probability. These limits for

[1]) Baur, E., Untersuchungen über die Erblichkeitsverhältnisse in einer nur in Bastardform lebensfähigen Sippe von *Antirrhinum majus*. Ber. d. Deutsch. Bot. Gesell. 25 : 442, 1907.

[2]) Castle, W. E., and Little, C. C., On a modified Mendelian ratio among yellow mice. Science N. S. 32 : 868—870, 16 D 1910.

[3]) Johannsen, W., Elemente der exakten Erblichkeitslehre. pp. VI + 516, 1909. Jena: Gustav Fischer. See p. 57.

families of various sizes from 100 to 1000 are given in the following table, and are calculated to allow a departure from the observed ratio, equal to three times the probable error. The adoption of three times the probable error as a crtrerion of significant differences is purely arbitrary, and about three families in one-thousand having the given number of individuals could be expected to transgress the limits indicated in the table, and such departures would still be due only to the errors of random sampling. Some biometricians accept 2.5 times the probable error as the limit within which results may not be confidently claimed to be significant.

Table IV.

Number of individuals	Observed percentages theoretically referable to 75 %	Observed ratios referable to ratio 3 : 1
100	60.34 % to 85.54 %	1.52 : 1 to 5.91 : 1
200	64.87 % to 82.97 %	1.85 : 1 to 4.87 : 1
300	66.84 % to 81.70 %	2.02 : 1 to 4.46 : 1
400	68.00 % to 80.90 %	2.13 : 1 to 4.23 : 1
500	68.78 % to 80.33 %	2.20 : 1 to 4.08 : 1
600	69.35 % to 79.91 %	2.26 : 1 to 3.97 : 1
700	69.80 % to 79.57 %	2.31 : 1 to 3.89 : 1
800	70.14 % to 79.29 %	2.35 : 1 to 3.82 : 1
900	70.43 % to 79.07 %	2.38 : 1 to 3.77 : 1
1000	70.68 % to 78.87 %	2.41 : 1 to 3.73 : 1

Only one of the ratios for the leaf-characters in the F_3 cultures transgresses the limits indicated in this table. The family 09275 in which 656 individuals gave a ratio of 2.08 : 1, clearly presents a defect not due to random sampling, and the cause of the deficiency was easily discovered. The parent of this family was classified as *Bursa bursa-pastoris simplex,* and was expected to produce only the parental characters in its offspring; but the progeny consisted of 443 *B. bp. tenuis* and 213 *B. bp. simplex,* thus demonstrating that the parent was a heterozygote in which the normally dominant *tenuis* characters failed to appear. The relative impotency of the *tenuis* character which allowed it to remain undeveloped in the parent, seems to have affected the offspring in a similar manner, so that without doubt many of the heterozygotes were classified as *B. bp. simplex.*

During the early development of this family, it appeared to consist of about three *B. bp. simplex* to one *B. bp. tenuis,* and

only much later did it become obvious that many of the supposed *simplex* plants were producing a greater elongation of some of the lobes than is to be found in pure *B. bp. simplex.* The ratio 2.08 : 1 here reported for this family, was derived by waiting until the flower-stems were about 5—10 centimeters high, and then calling everything *tenuis* which produced at least one lobe more elongated than those of pure-bred *B. bp. simplex.* Plate V shows the most highly developed leaf-characters attained in each of twenty-six individuals taken quite at random from plants in this family, which had been finally classified as *B. bp. tenuis.* In normal, well-developed specimens of *B. bp. tenuis* there is a long series of leaves in the middle („climax") region of the rosette, in which there is marked elongation of the lobes (see plate III), but in family 09275 many of the plants which were finally regarded as *B. bp. tenuis*, had but one or two leaves in which recognized *tenuis* characters appeared. Thus the wide gap which ordinarily separates the dominant and recessive types in these hybrid families of Bursa, was in this particular family not only reduced to zero, but it appears certain that the heterozygous and recessive categories overlapped to such an extent that many individuals which belonged in the former were necessarily classified in the latter: hence the defective ratio is to be explained by the failure of dominance of the *tenuis* characters in the heterozygotes.

The cause of this failure of dominance is not apparent. The environment has a very considerable influence in determining the various features of Bursa plants, and especially in limiting the development of such distinctive characters as ordinarily appear only in the climax leaves. Crowding in the seed-pans, poor illumination, and other unfavorable conditions, have caused many plants in certain of my cultures, to develop flowers and ripen seeds without having developed their leaves beyond the early juvenile stages. While the rosettes in 09275 were not in any sense juvenile, the *simplex* characters do represent a less highly specialized type than *tenuis*, and therefore any influence which tends to abbreviate the cycle of development, might conceivably reduce *tenuis* plants to a form indistinguishable from *simplex.* This large family of 656 individuals was germinated in a single square seed-pan, 30 × 30 cm, and the young plants grew in this seed-pan for seven weeks before they were potted. Perhaps this long

crowding might be expected to have some such effect as that observed. So far as known, all other conditions under which these plants grew, were conducive to vigorous development. At any rate this culture was in all other regards on an equal footing with the other cultures which were being grown during the same period, and which gave normal development of the several biotypes.

To test the suggestion that crowding might be responsible for the failure of dominance, a second sowing was made on February 25, 1911, each seed being sown separately and spaced in such a manner that the seed-pan contained only 120 plants. On April 7 these were potted and their growth has been continuously healthy and vigorous. They have not been subjected at any time to the least injurious crowding, yet they show the same tardy development of the *tenuis* characters as observed before. On April 22 only three of the 120 plants could be distinguished from *B. bp. simplex*, though nearly all were sufficiently advanced that if it had been a normal family representing the same hybrid combination, almost a complete separation of the alternative types might have been made. The final census of the plants derived from this second sowing, made on the same basis and with the same care as in the case of the first sowing, showed 85 *B. bp. tenuis* and 35 *B. bp. simplex*, — a ratio of 2.43 : 1. The conclusion is reached therefore that the low grade of the *tenuis* characters in this family is inherent, and not a direct effect of unfavorable conditions of the environment.

This result appears to furnish an illustration of the phenomenon known as „variable potency“ [1]), but whether the gene *A* for the *tenuis* characters is really different in family 09275 from that in the other families must remain for the present an open question. It is conceivable that the relative inefficiency of *A* in this family is due to the operation of some other factor which acts as a partial inhibitor, so that although the actual character of *A* remains unchanged, it must meet a greater resistance, and therefore produces a less effect. To avoid a decision of the question whether the gene has less power or whether it must meet a greater resistance, I use the expression „relative

[1]) Davenport, C. B., Heredity and Mendel's law. Proc. Washington Acad. Sci. 9 : 179 187, 31 Jy 1907.

potency". The „inhibiting factor", if such there be, need not even be genotypic in nature, but may be the result of some somatic quality of the parent (such for instance as its state of health) projected to the offspring through influences surrounding the latter during their embryonic development.

Summary.

Crosses between *Bursa* (*Capsella*) *bursa-pastoris simplex* and *B. Heegeri heteris* have demonstrated the existence of two genes, *A* and *B*, which determine the differentiating characteristics of the rosettes and which result in the production of four forms in the F_2 in the ratio 9 : 3 : 3 : 1.

They seem to indicate also the presence of two genes, *C* and *D*, each of which is independently responsible for the *bursa-pastoris*-type of capsule. The *Heegeri*-type appears only in the absence of both *C* and *D*. On this basis the two forms should appear in the F_2 in the ratio 15 : 1. The observed ratio was 21.9 : 1. In the F_3, some families should give ratios of 3 : 1, and other families should again give ratios of 15 : 1. The observed ratios in F_3 were 4.67 : 1, and 22.2 : 1. These observed ratios show a corresponding deviation from the theoretical ratios, and are thought to indicate the action of some modifying influence, such as „selective elimination", distorting the results of an otherwise normal Mendelian segregation.

A defective ratio in the rosettes of one family is shown to be due to failure of dominance, and certain facts are presented, which indicate that this failure of dominance is attributable to a less „relative potency" of the gene *A* which determines the *tenuis*-character. This change in the relative potency of *A* may be due to a decline in the efficiency of the gene itself, or to the operation of some other factor or condition which offers an increased resistance to the development of the *tenuis*-characters.



Ontogenetic succession of leaf-forms in *Bursa*. . . .*heteris*.





Ontogenetic succession of leaf-forms in *Bursa.....rhomboidea.*





Ontogenetic succession of leaf-forms in *Bursa.....tenuis.*





Ontogenetic succession of leaf-forms in *Bursa.....simplex.*





Inflorescences of *Bursa bursa-pastoris* (at right) and of *B. Heegeri* (left).





Climax leaves of twenty-six individuals classified as *B. bp. tenuis*, in a family (09275) which showed an unusually low grade of development of the *tenuis* characters.



Ueber die Vererbung der Blütezeit bei Erbsen.

Von Prof. Dr. **Erich von Tschermak.**

(Mit zwei Textfiguren und drei Tafeln.)

I. Einleitung.

Das Studium der Vererbungsweise physiologischer Merkmale ist zwar in der Regel erheblich umständlicher und mühevoller als die Verfolgung der Vererbungsweise scharf ausgeprägter morphologischer Charaktere, doch kommt der experimentellen Bearbeitung der erstgenannten Frage ein besonderes theoretisches wie praktisch-pflanzenzüchterisches Interesse zu. Nicht zum mindesten gilt dies von dem Spezialproblem des Blühtermines, der Blühdauer und damit im allgemeinen der Länge der Vegetationsperiode, des Reifetermines. Darf man doch von seiner Bearbeitung zugleich Aufklärung über die Grundlagen der typischen Rassen-Verschiedenheit im Blühtermin, über die Natur und die Entstehung der charakteristischen, in erblicher Weise abgestuften Früh-, Mittel- und Spätblütigkeit erwarten.

Diese Aufgabe hat mich bereits seit einer längeren Reihe von Jahren beschäftigt.

Meine erste Beobachtungsreihe [1]) hatte ergeben, daß bei Bastardierung einer früh- und einer spätblühenden Erbsenrasse die erste Generation intermediär ausfällt und in der zweiten Generation immer eine Spaltung in „früh", „intermediär" und „spät" erfolgt. Wesentlich dasselbe ergab meine zweite Beobachtungsreihe [2]), welche zudem zeigte, daß sowohl unter den äußerlich als „früh" registrierten, wie unter den äußerlich als „spät" registrierten nur ein Teil konstant ist, der andere noch Spaltung ergibt. Ich kam daher schon damals zu folgendem Resultat: „Es

[1]) Ueber die gesetzmäßige Gestaltungsweise der Mischlinge. Zeitschr. f. d. landw. Versuchswesen in Oesterreich. 1902, S. 781—861 spez. S. 817—818.

[2]) Weitere Kreuzungsstudien an Erbsen, Levkojen und Bohnen. Ebenda S. 533—638 1904, S. 1—106 des S. A. speziell S. 11—14 des S. A.

scheint demnach hier nicht das von Correns als Zea-Typus bezeichnete Schema verwirklicht, sondern einer der komplizierten Aufspaltungsfälle zu gelten nach dem Schema: (vgl. das gleich unten S. 172 angegebene Diagramm). Allerdings ist meines Erachtens auch heute noch kein abschließendes Urteil möglich, vielmehr erscheinen weitere Versuche geboten" (S. 181 des S. A.).

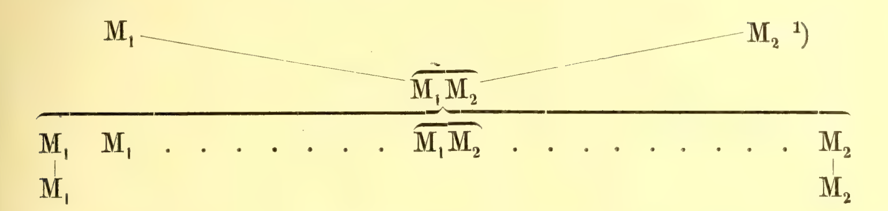
Ueber diese Fortsetzung sei im Nachstehenden berichtet.

II. Empirische Ergebnisse.

Die Versuche der dritten Serie ergeben gleich denen der ersten und der zweiten Reihe, welch letztere in Fig. 7 graphisch dargestellt sind, für die erste Hybridengeneration (F_1) Mittelstellung mit Neigung zur Spätblütigkeit, für die zweite Generation (F_2) sog. unreine Aufspaltung in frühblühende Individuen, in eine Serie abgestuft intermediärer und in spätblühende Individuen. Allerdings ist schon diese Gruppierung in den meisten Fällen eine mehr weniger willkürliche und nur nach der Uebereinstimmung oder Nichtübereinstimmung mit dem Blühbeginn der Stammrassen, der jedesmal vergleichsweise festgestellt wurde, möglich. Der erste Eindruck ist vielfach geradezu der einer völlig kontinuierlichen Serie.

Zur Gewinnung größerer Sicherheit ging ich in der dritten Versuchsreihe zur künstlichen Bastardierung von Rassen über, welche einen recht erheblichen typischen Unterschied im Blühbeginn aufweisen. In diesen Fällen zeigte nun die Prüfung der Spaltungsprodukte durch Nachbau einer dritten und vierten Generation, daß sich einerseits unter den „frühen" wie unter den „späten" noch Spalter vorfinden (wie bereits 1904 festgestellt), und daß andererseits die intermediären zweiter Generation nicht gleichwertig sind, sondern verschiedenen Typen angehören, indem die einen noch dreierlei, die andern nur zweierlei Nachkommen (mittlere und späte — seltener frühe und mittlere) ergeben, andere intermediäre jedoch konstant bleiben. Damit war erwiesen, daß bezüglich der Vererbungsweise des Blühbeginns kein einfacher Fall von Zeatypus vorliegt; bei diesem sind ja die elterngleichen Spaltungsprodukte konstant und die intermediären gleichwertig, indem sie alle dreierlei Nachkommen ergeben. Es liegt vielmehr ein Typus äußerer Vererbung vor, den ich schon früher für gewisse Vererbungsfälle bei Getreide durch folgendes Schema charakterisiert

(1901) und für die Vererbung des Blütermines bei der Erbse bereits vermutet habe (1904):



Die Nachkommenschaft der mittleren Glieder zweiter Generation müßte in unserem Spezialfalle etwa folgendermaßen charakterisiert werden:

M_1 (bis $\overbrace{M_1M_2}$)	$\overbrace{M_1M_2}$	$\overbrace{M_1M_2}$	$\overbrace{M_1M_2}$ (bis M_2)
M_1 $\overbrace{M_1M_2}$	$\overbrace{M_1M_2}$	$M_1, M_1, \overbrace{M_1M_2}, M_2, M_2,$	$\overbrace{M_1M_2}$ M_2

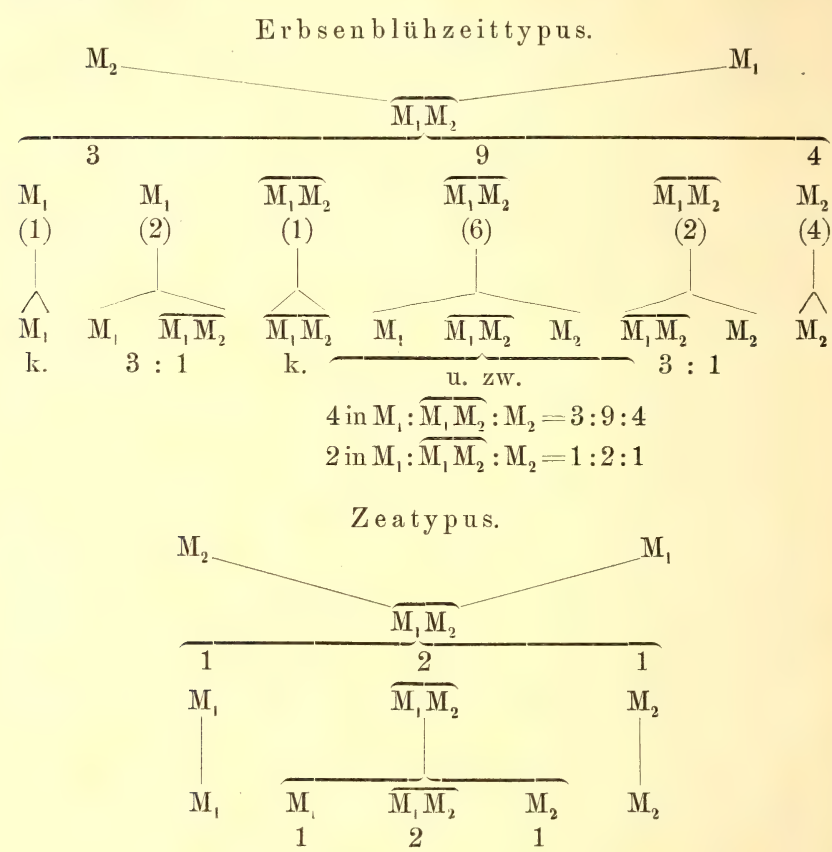
Allerdings verteilt sich diese vierfache Verschiedenheit an Deszendenz durchaus nicht scharf auf die Spalter zweiter Generation. Zeigen doch nicht bloß gewisse Frühindividuen, sondern auch noch gewisse Intermediäre, die allerdings im allgemeinen dem Frühtypus nahestehen, Spaltung in früh und mittel. Umgekehrt sind es neben Intermediären noch Spätindividuen, die in mittel und spät spalten; die betreffenden Mittelindividuen stehen allerdings im allgemeinen schon dem Spättypus nahe.

Als besonders interessant sei neben der Konstanz eines Teiles der „Frühen“ und des Großteiles der „Späten“ die Konstanz eines bestimmten Teiles der Intermediären hervorgehoben (siehe Nr. 72 ex 1904 + Nr. 105 ex 1905 und Nr. 72 1904 + Nr. 107 ex 1905, dargestellt in Fig. 2, A 1905 und C 1905).

---

[1]) Zu dieser Formel sei bemerkt, daß sie rein empirisch die äußere oder scheinbare Vererbungsweise charakterisieren soll. Zum Unterschiede von den sozusagen rationellen Faktorenformeln, die weiterhin in Anwendung kommen werden, ist das Zeichen M (= Merkmal) vorgesetzt und durch den Index einer Ziffer z. B. M_1, M_2 als Merkmal 1 und Merkmal 2 spezifiziert. Hingegen bedeuten in den rationellen Faktorenformeln nach dem allgemein angenommenen Vorgange Batesons große Buchstaben (A, B, C u. s. w.) das Vorhandensein eines Faktors, kleine dessen Fehlen (a, b, c u. s. w.)

Der so detaillierte empirische Fall regulärer Vererbungsweise sei als „Erbsenblühzeittypus" bezeichnet und dem „Zeatypus" der äußeren oder scheinbaren Vererbungsweise gegenübergestellt.



Allem Anscheine nach gilt die erstere empirische Formel und damit auch die gleich später zu gebende rationelle Ableitung und Erklärung auch für die Vererbung der Blühzeit bei Getreide, sowie überhaupt für die Vererbung nicht weniger Merkmale, die zunächst dem Zeatypus zu folgen scheint, jedoch bei genauerer Analyse die oben bezeichneten sehr charakteristischen Besonderheiten zeigt. Die Entscheidung ergibt sich dabei aus dem Nachweis von Fortspalten gewisser elterngleicher Individuen, von Ungleichwertigkeit der Intermediärformen bezüglich ihrer Deszendenz und aus dem Auffinden konstanter Indermediärformen.

Mein entscheidendes neueres Beobachtungsmaterial betreffs Blütezeit bezw. Blühbeginn aus den Jahren 1904—1906 erscheint in Fig. 1—6, das ältere, wegen der geringen typischen Verschiedenheit im Blühtermin minder geeignete Material aus den Jahren 1901—1903 zur Ergänzung in Fig. 7 in Diagrammen übersichtlich dargestellt. In denselben sind die Tage des Blühbeginns als Abszissenwerte, die Zahl der beobachteten Individuen als Ordinatenwerte aufgetragen. Vergleichshalber wurde auch der Blühbeginn der Elternformen für die einzelnen Jahre bestimmt und im Diagramm angegeben (mit P♀, P♂ bezeichnet). Danach dürften die Diagramme unmittelbar verständlich sein. (Siehe Einlagen Fig. 1—7.)

Die statistische Zählung und Trennung der Individuen der einzelnen Hybrid-Generationen (erste = F_1, zweite = F_2, dritte = F_3, vierte = F_4) in „früh", „mittel", „spät" erfolgte schematisch nach der durch die jeweilige Variationsbreite des Blühbeginnes der beiden Elternformen gegebenen Grenzen. Auf Grund dieses Prinzipes, auf dessen Mängel später einzugehen sein wird, wurde folgende Uebersicht gewonnen, welche sich auf das neuere Material beschränkt. (Siehe Tabelle I.)

Tabelle I.

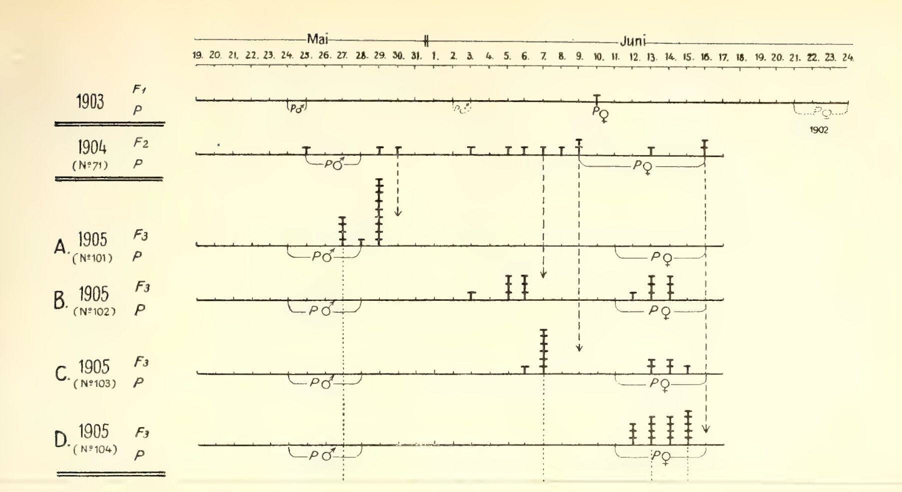
Reihenfolge	Rassenverbindung	Fig.	Prot. Nr.	Jahr	in F_2 „früh"	„mittel"	„spät"
I.	Viktoria ♀ × Allerfrüheste Mai ♂	1	71	1904	1	7	5
II.	Graue Riesen ♀ × Allerfrüheste Mai ♂	2	72	1904	6	36	8
III.	Rotblühende Wintererbse ♀ × Wunder von Amerika	3	75	1904	(0	11	3)
IV.	Wunder von Amerika ♀ × Gelbhülsige Zuckererbse ♂	„	63—66	1906	9	21	12
V.	Telephon ♀ × Rotblühende Wintererbse ♂	4	70	1904	8	15	9
VI.	Allerfrüheste Mai ♀ × Rotblühende Wintererbse ♂	5	73	1904	5	22	9

Reihenfolge	Rassenverbindung	Fig.	Prot. Nr.	Jahr	in F_2 „früh“	„mittel“	„spät“
VII.	Allerfrüheste Mai ♀ × Rotblühende Wintererbse ♂	„	83	1906	1	18	7
VIII.	Ebenso	„	84	1906	4	17	7
IX.	Rotblühende Wintererbse ♀ × Allerfrüheste Mai ♂	„	74	1904	(3	9	0)
X.	Ebenso	„	80	1906	6	15	8
XI.	Ebenso	„	81	1906	12	8	8
XII.	Ebenso	„	82	1906	5	11	12
		exkl. 75 + 74 ex 1904					
			gefunden:		57	170	85
			theoretisch gefordert		3	9	4
			danach berechnet:		56,4	170	75,2
		inkl. 75 + 74 ex 1904					
			gefunden:		60	190	88
			berechnet:		63,3	190	84,4

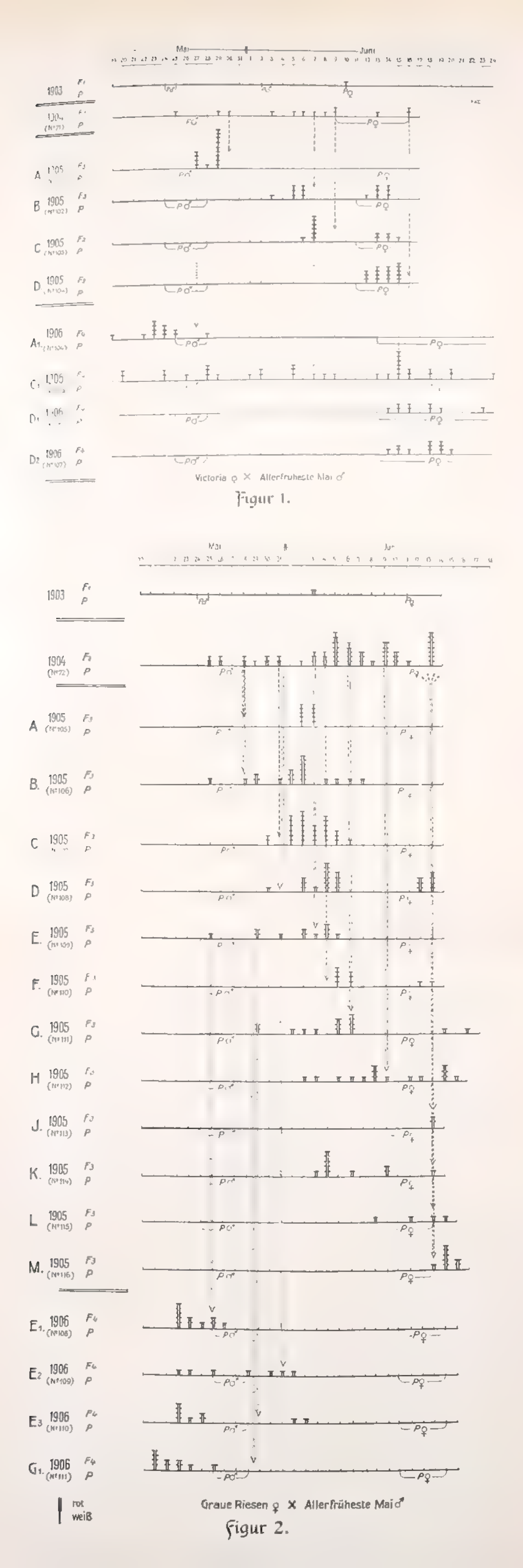
Man ersieht aus der vorstehenden Uebersicht, daß ungezwungen und mit deutlicher Annäherung auf ein kompliziertes Spaltungsverhältnis, nämlich früh : mittel : spät = 3 : 9 : 4 zu schließen ist. Diese Zahlen stehen dem Spaltungsverhältnis des einfachen Zeatypus 4 : 8 : 4 = 1 : 2 : 1 hinlänglich nahe, um den anfänglichen Eindruck von Geltung des letzteren begreiflich erscheinen zu lassen. Das nunmehr als zutreffend befundene Spaltungsverhältnis 3 : 9 : 4 hat sich bereits bei meinen Beobachtungen über das von mir zuerst erwiesene gesetzmäßig mendelnde Hervortreten „neuer“ Merkmale bei Bastardierung bestimmter Rassen ergeben, wobei ich auf eine latente Veranlagung, eine „kryptomere“ Natur schloß.[1])

Eine spezielle Analogie besteht mit dem Auftreten eines Bastardierungsnovums als „dominierend“ (9) gegenüber einem „mitdominierenden“ (3) und einem „recessiven“ Verhalten (4) der beiden Stammformen. So entspricht dem Auftreten roter

[1]) Vgl. meine Arbeiten: Die Theorie der Kryptomerie und des Kryptohybridismus. Beih. z. bot. Zentralbl. Bd. 16. H. 1. 1904; Weitere Kreuzungsstudien an Erbsen, Levkojen und Bohnen. Zeitschr. f. d. landw. Versuchswesen in Oesterreich 1904; jüngste Darstellung in: Züchtung der landw. Kulturpflanzen. Bd. IV. 2. A. 1910. S. 103.


Mai
Juni
19. 20. 21. 22. 23. 24. 25. 26. 27. 28. 29. 30. 31. 1. 2. 3. 4. 5. 6. 7. 8. 9. 10. 11. 12. 13. 14. 15. 16. 17. 18. 19. 20. 21. 22. 23. 24.
1903
F1
P
1902
1904
(N°71)
F2
P
A. 1905
(N°101)
F3
P
B. 1905
(N°102)
F3
P
C. 1905
(N°103)
F3
P
D. 1905
(N°104)
F3
P
P♂
P♀

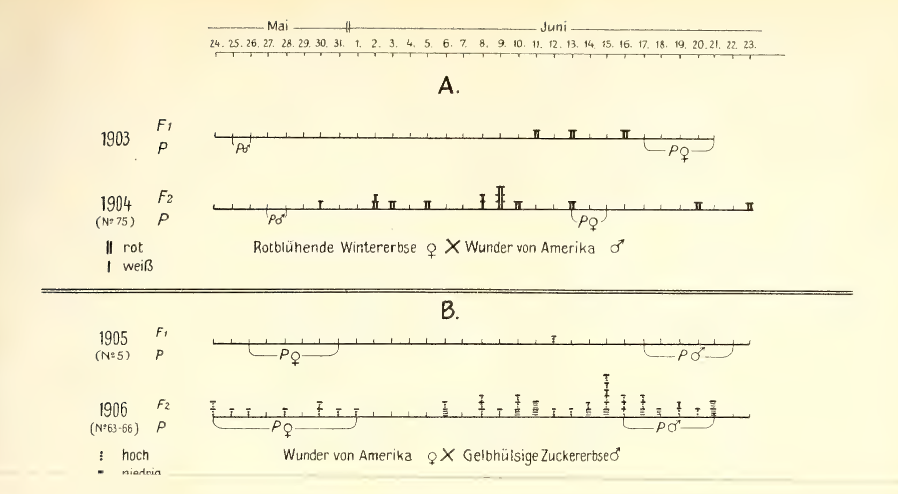




Figur 1.

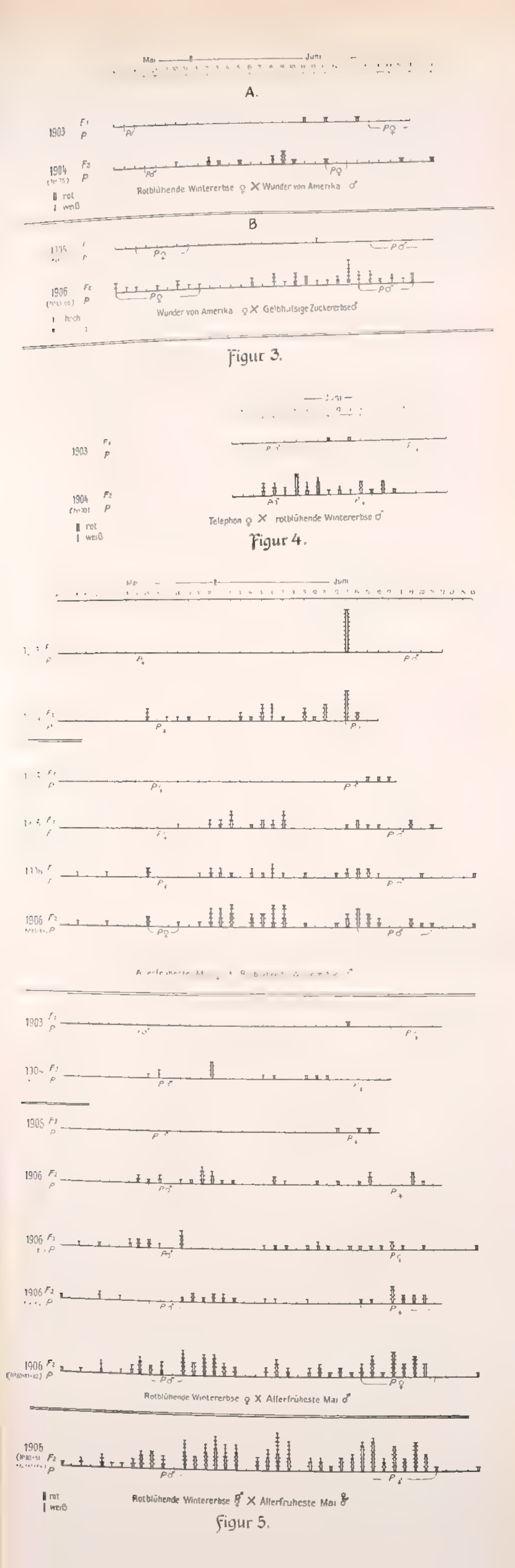
Figur 2.





Mai
Juni
24. 25. 26. 27. 28. 29. 30. 31. 1. 2. 3. 4. 5. 6. 7. 8. 9. 10. 11. 12. 13. 14. 15. 16. 17. 18. 19. 20. 21. 22. 23.
A.
1903
F1
P
Pσ
P♀
1904
(N° 75)
F2
P
Pσ
P♀
rot
weiß
Rotblühende Wintererbse ♀ X Wunder von Amerika ♂
B.
1905
(N°5)
F1
P
P♀
P♂
1906
(N°63-66)
F2
P
P♀
P♂
hoch
Wunder von Amerika ♀X Gelbhülsige Zuckererbse♂



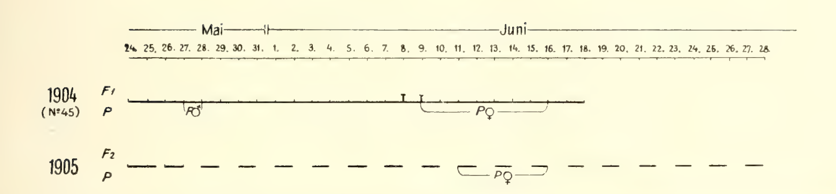


Figur 3.

Figur 4.

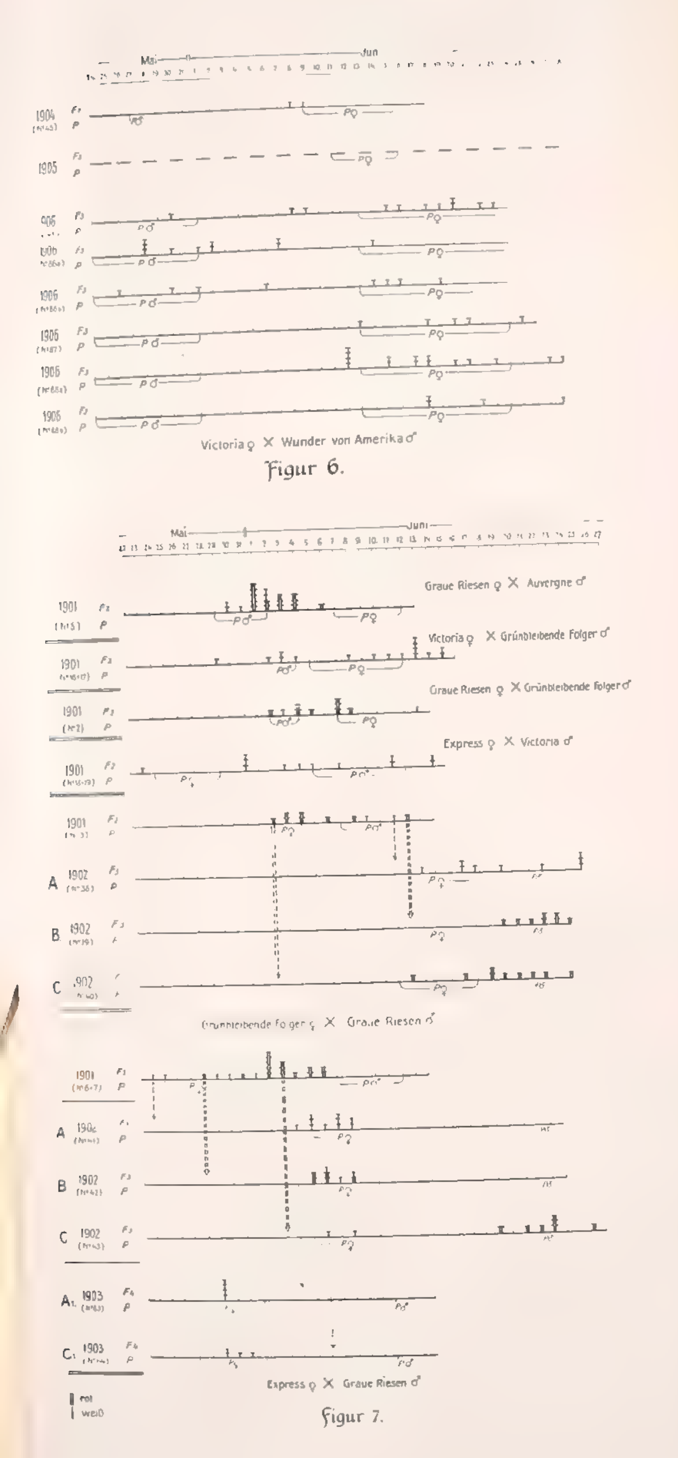
Figur 5.





Mai
Juni
24. 25. 26. 27. 28. 29. 30. 31. 1. 2. 3. 4. 5. 6. 7. 8. 9. 10. 11. 12. 13. 14. 15. 16. 17. 18. 19. 20. 21. 22. 23. 24. 25. 26. 27. 28.
1904
(N°45)
F1
P
P♂
P♀
1905
F2
P
P♀





Figur 6.

Figur 7.



Bastarde aus der Verbindung rosablühender und gewisser weißblühender Erbsenrassen das Auftreten von Bastarden bezw. Bastardierungsdeszendenten von mittlerer Blütezeit — allerdings besteht im ersteren Falle die zweite Generation aus den drei scharf getrennten Typen rot, rosa und weiß, im anderen Falle jedoch aus einer häufig ganz kontinuierlichen Stufenreihe von „Früh“ bis „Spät“. Die Analogie geht noch weiter, insofern als sowohl unter den rotblühenden Hybriden zweiter Generation nur ein relativ geringer Teil (im Durchschnitt $^1/_9$) weiterhin konstant bleibt, als auch ein Gleiches an den Hybriden von mittlerer Blütezeit festzustellen ist. Die Intermediärstellung erscheint gewissermaßen als ein „dominierendes Novum“. Beschränkt ist der obige Vergleich allerdings dadurch, daß die weitere Spaltungsweise in den beiden Fällen eine recht verschiedene ist. Von den spaltenden $^8/_9$ der Roten spalten $^2/_9$ in rot und rosa, $^2/_9$ in rot und weiß, $^4/_9$ in rot, rosa, weiß u. zw. im Verhältnis 9 : 3 : 4. Von den Hybriden mit intermediärer Blütezeit spalten, schematisch gesprochen — eine direkte Fesstellung gestattet die Beschränktheit meines Materials nicht — wohl auch $^8/_9$, jedoch davon $^6/_9$ in früh, mittel, spät, $^2/_9$ in mittel und spät. Von den rosablühenden bleibt $^1/_3$ konstant, $^2/_3$ spalten in rosa und weiß; von den frühblühenden ist, schematisch gesprochen, wohl auch $^1/_3$ konstant, $^2/_3$ spalten jedoch in früh und mittel, nicht etwa in früh und spät.

Diese empirisch festgestellte Differenz wird uns später zu einer ganz wesentlichen Verschiedenheit in der rationellen Analyse und Erklärung der beiden scheinbar so nahestehenden Fälle führen.

Die Spaltungsverhältnisse der Nachkommenschaft (F_3 oder F_4) solcher „früher“ (bis „mittlerer“) und „mittlerer“ (bis „später“) Hybriden (F_2), welche noch spalten und zwar entweder zweiseitig in „früh“ und „mittel“, „mittel“ und „spät“, oder dreiseitig spalten in „früh“, „mittel“, „spät“, lassen sich bei dem bescheidenen Umfang meiner diesbezüglichen Beobachtungen und bei den Mängeln der Abgrenzung der drei Kategorien „früh“—„mittel“—„spät“ nicht mit genügender Sicherheit ableiten. So lassen die kleinen Spezialtabellen (Tab. II, III, IV) im Nachstehenden nicht unerhebliche Abweichungen erkennen von der Berechnung, wie sie sich auf Grund der gleich später zu gebenden rationellen Darstellung nach der Faktorentheorie ergibt.

Tabelle II.

Deszendenz von „frühen“ bis „mittleren“ zweiseitig spaltenden Hybriden:

Fall	Figur	Prot. Nr.	Jahr	„früh“		„mittel“
I.	1	101	1905	5		9
II.	2	106	1905	2		16
III.	2	109	1905	1		10
IV.	2	109	1906	4		3
V.	2	110	1906	7		2
			Gesamtsumme	19		40
			gefunden	1	:	2,1
			berechnet	1	:	3

Tabelle III.

Deszendenz von „mittleren“ bis „späten“ zweiseitig spaltenden Hybriden:

Fall	Figur	Prot. Nr.	Jahr	„mittel“		„spät“
I.	1	102	1905	7		7
II.	1	103	1905	7		5
III.	2	108	1905	16		7
IV.	2	110	1905	7		2
V.	2	112	1905	8		7
VI.	2	114	1905	7		3
			Gesamtsumme	52		31
			gefunden	1,7	:	1
			berechnet	3	:	1

Tabelle IV.

Deszendenz von „mittleren“ dreiseitig spaltenden Hybriden:

Fall	Figur	Prot. Nr.	Jahr	„früh“		„mittel“		„spät“
I.	1	105 a	1906	8		10		15
II.	2	111	1905	1		11		2
III.	6	85	1906	1		2		8
		86 a	1906	5		4		1
		86 b	1906	3		1		4
		Gesamtsumme		18		28		30
		gefunden		3	:	4,7	:	5
		berechnet		3	:	9	:	4
			oder	3	:	6	:	3

Als weiteres interessantes Ergebnis sei das Auftreten einer Anzahl verfrühter und verspäteter Individuen in der Hybridendeszendenz hervorgehoben.

So wurden in Vers. Nr. 104 ex 1906 (Fig. 1, A) Individuen mit Verfrühung gegenüber dem Blühbeginn der frühblühenden Stammrasse bis zu 6 Tagen, in Vers. Nr. 111 ex 1906 (Fig. 2, G) solche bis zu 5 Tagen, in Vers. 81 ex 1906 (Fig. 5) bis zu 7 Tagen, in Vers. 82 ex 1906 (Fig. 5) gar bis zu 9 Tagen beobachtet. Die Verspätung betrug in Vers. Nr. 84 ex 1906 (Fig. 5) und Vers. Nr. 81 ex 1906 (Fig. 5) bis zu 4 Tage, in Vers. 38 ex 1902 (Fig. 7) gar bis 7 Tage.

Dadurch resultiert — sozusagen — zum Teil eine noch weitere Trennung der Stammrassen in der Blütezeit bezw. im Blühbeginn als Folge von Bastardierung. Es scheint sogar, daß sich konstante verfrühte bezw. verspätete Typen gewinnen lassen. Eine solche Folge von Bastardierung hat zunächst Schribaux[1]) bei Bastardierung von Hannagerste × Albert Wintergerste festgestellt, wobei die neugewonnenen Typen sofort konstant waren. Aehnliches hat Nilsson-Ehle[2]) bei gewissen Rassen von Weizen und Hafer beobachtet. Unter Umständen mag eine solche Wirkung der Bastardierung züchterisch verwertbar sein.

Neben dem Blühbeginn wurde zugleich auch die Vererbungsweise einiger anderer Unterscheidungsmerkmale der beiden bastardierten Formen studiert, speziell mit Rücksicht darauf, ob sie irgend eine Beziehung zum Merkmale Früh- oder Spätblütigkeit erkennen lassen. Betreffs des Merkmales Hoch-Niedrig sei von einer Erörterung abgesehen, da nur ein vereinzelter Fall mit verhältnismäßig geringer Individuenzahl registriert erscheint.

Unverkennbar ist eine gewisse, wenn auch durchaus nicht absolute und unüberwindbare Korrelation [3]) zwischen roter Blütenfarbe und späterem, weißer und früherem Blühbeginn.

---

[1]) Nach mündlichen und schriftlichen Mitteilungen.

[2]) Kreuzungsuntersuchungen an Hafer und Weizen. I. Teil. Lund 1909, spez. S. 98, 103.

[3]) NB. Ueber diesen Begriff vergleiche meine Ausführungen „Allgemeines über Korrelation" in Bd. IV von Züchtung der landwirtschaftlichen Kulturpflanzen, herausgegeben von C. Fruwirth. 2. A. 1910. S. 14—23

Ein Blick auf die folgende Tabelle mag das belegen:

Tabelle V.

Reihenfolge	Rassenverbindung	Fig.	Prot. Nr.	Jahr	in F_2					
					früh		mittel		spät	
					weiß	rot	weiß	rot	weiß	rot
I.	Graue Riesen ♀ × Allerfr. Mai ♂	2	72	1904	3	3	8	28	0	8
II.	Rotblühende Wintererbse ♀ × Wunder von Amerika ♂	3	75	1904	(0	0	4	7	0	3)
III.	Telephon ♀ × Rotblühende Wintererbse	4	70	1904	5	3	5	10	1	8
IV.	Allerfrüheste Mai ♀ × Rotblühende Wintererbse ♂	5	73	1904	4	1	9	13	0	9
V.	Ebenso	"	83	1906	1	0	8	10	0	7
VI.	Ebenso	"	84	1906	2	2	9	8	1	6
VII.	Rotblühende Wintererbse ♀ × Allerfr. Mai ♂	"	74	1904	(3	0	1	8	0	0)
VIII.	Ebenso	"	80	1906	3	3	3	12	1	7
IX.	Ebenso	"	81	1906	4	8	2	6	0	8
X.	Ebenso	"	82	1906	3	2	4	7	1	11
	exkl. 75 + 74 ex 1904 gefunden				25	22	48	94	4	64
	Weiß : Rot nach Gruppen				1 : 0,88		1 : 1,96		1 : 1,16	
	Weiß : Rot im Ganzen				77 : 180 = 1 : 2,34					

Eine solche Korrelation zwischen Frühtermin und weißer Blüte, Spättermin und roter Blütenfarbe hat auch R. H. Lock[1])

[1]) Studies in plant breeding in the tropics. Nr. I. Annales of the Royal Botanic Gardens Peradeniya. Vol. II. Part. II. July 1904 p. 299—356, spez. p. 343—344 und Nr. II. Ibidem Vol. II. Part. III. July 1905 p. 357—414, spez. p. 402; vgl. auch The present state of knowledge of Heredity in Pisum. Ibidem Vol. IV. Part. III. Juni 1908 p. 93—111, spez. p. 107.

auf Grund von Beobachtungen der dritten Hybridengeneration von auf Peradeniya bei Ceylon heimischer gelber Erbse und französischer Zuckererbse erschlossen, da zu einem relativ frühen Termin (25. Mai) rot und weiß im Verhältnis 1,17 : 1, zu einem späteren (30. Mai) 1,35 : 1, weiterhin (4. Juni), 1,68 : 1, schließlich 3,25 : 1 gezählt wurden.

Man kann demnach sagen, daß bei der Erbse ceteris paribus die Anthokyanbildung zu späterem Blühbeginn, der Albinismus zu früherem Blühbeginn disponiert.[1]) Dieses Verhalten scheint sogar allgemeinere Geltung zu besitzen, indem anscheinend auch bei Rhododendron ponticum, vielleicht auch bei anderen Arten die weißen Formen durchschnittlich früher blühen als die roten. Allerdings kann im Anschlusse an Bastardierung ein bemerkenswerter Bruch oder besser eine „Umgehung“ (Johannsen) der Korrelation zwischen Blütenfarbe und Blühbeginn erfolgen; so wurden in Vers. Nr. 111 ex 1906 (Fig. 2, G) sogar rotblühende Deszendenten (4. Generation) erhalten, welche 5 Tage vor der weißblühenden Vaterrasse zu blühen begannen, ebenso in Vers. 81 und 82 ex 1906 (Fig. 5).

III. Rationelle Darstellung und Erklärung nach der Faktorenlehre.

Das im Vorstehenden geschilderte empirische Ergebnis einer Serienaufspaltung mit Erkennbarkeit des Verhältnisses 3 : 9 : 4 und Verschiedenartigkeit der Intermediärtypen — eine Vererbungsweise, die als „Erbsenblühzeittypus“ bezeichnet wurde — gestattet

[1]) Ob dieser Einfluß der Anthokyanbildung — etwa als Paralleleffekt — im Zusammenhang steht mit dem Einfluß der Anthokyanbildung auf die Transpirationsgröße und Widerstandsfähigkeit gegen Frost, muß dahingestellt bleiben. Bezüglich des letzteren Problems vgl. G. Tischler, Ueber die Beziehung der Anthokyanbildung zur Winterhärte der Pflanzen. Beil. z. Bot. Z. Bl. Bd. 18. Abt. I. H. 3. 1905; L. Bunsemann. Kosmos, Sept. 1909; Buscalioni e Polacci, Le Antocianine e il loro significato biologico nelle piante. Extr. d. Atti d. Ist. bot. d. Univ. di. Pavia. N. Ser. Vol. VIII. 1903. p. 1—387. Betr. Winterhärte: E. v. Tschermak, Ueber Korrelationen. Landw. Umschau Magdeburg 2. Januar 1909, ferner Züchtung der landw. Kulturpflanzen Bd. IV. 2. A. S. 137, 206—207, 274. Betr. Beschränkung dieser Korrelation s. L. Wittmack, Welche Bedeutung haben die Farben der Pflanzen? Beiträge zur Pflanzenzucht. 1. Heft, Berlin, Parey 1911 S. 1—18, gegenüber Holdefleiß (S. 6, ferner S. 15) ebenda S. 13.

nun ungezwungen eine rationelle Darstellung und Erklärung nach der von Correns, Cuénot, Bateson, Saunders, Punnett und Shull aufgestellten und — speziell von E. Baur und H. Nilsson-Ehle — mannigfach weiterentwickelten Faktorentheorie [1]).

Die prinzipielle Notwendigkeit und die Bedeutung einer klaren Unterscheidung der scheinbaren oder äußeren Vererbungsweise, welche durch empirische Formeln charakterisiert wird, und der wesentlichen oder inneren Vererbungsweise, welche durch rationelle oder Faktorenformeln dargestellt wird, braucht hier nicht weiter betont zu werden. Ebenso kann von einer allgemeinen Darstellung der Faktorentheorie als Lehre von den hypothetischen individualisierten Teilursachen für die einzelnen Merkmale hier abgesehen werden.

Das als „Zeatypus der äußeren Vererbungsweise" bezeichnete Verhalten gewisser Merkmale ist bekanntlich zurückführbar auf einen Unterschied der beiden bastardierten Formen in einem einzigen Faktor, welcher in der einen vorhanden ist, in der anderen fehlt, und auf Abhängigkeit der Vollausprägung des bewirkten Merkmales vom Gegebensein des Faktors in beiden Erzeugungszellen. Demgemäß wird ein solcher Bastardierungsfall in ersterer Hinsicht als „monohybrid" (H. Nilssohn-Ehle) bezeichnet; in letzterer Hinsicht wird von einem „Zeatypus des Faktors" gesprochen (E. v. Tschermak).

Für eine rationelle Erklärung des oben geschilderten „Erbsenblühzeittypus der äußeren Vererbungsweise" reicht die Annahme eines monohybriden Charakters der Bastardierung nicht aus, vielmehr erweist sich die Hypothese einer zweifaktoriellen Verschiedenheit bezw. einer dihybriden Natur als notwendig, aber auch als ausreichend — trotz des anfangs vielleicht erweckten Anscheines höherer Komplikation.

Nehmen wir in der frühblühenden Stammrasse einen Faktor (A) an, welcher an sich eine mittlere, allerdings noch dem späteren Termin zuneigende Blühzeit bewirkt, und einen zweiten (B), welcher auf den ersteren Faktor so einwirkt, daß ein früher Blühbeginn resultiert, jedoch für sich allein an der Anlage zu Spätblüte nichts ändert. Man kann eine solche Wirkungsweise als Beschleunigung oder Verstärkung, den ersteren Faktor (A)

---

[1]) Vgl. meine Darstellung in Züchtung der landw. Kulturpflanzen Bd. IV. 2. A. S. 88—105, 1910.

vergleichweise als Zugfaktor, den anderen (B) als Treibfaktor bezeichnen.

In den von mir benützten spätblühenden Stammformen sind diese beiden Faktoren als fehlend (ab) zu betrachten. Doch könnte es sehr wohl bereits gewisse spätblühende Kulturformen geben, welche den Treibfaktor allein enthalten und demgemäß mit frühblühenden eine monohybride Bastardierung mit Pisum- oder Zeatypus der äußeren Vererbungsweise d. h. entweder eine Spaltung in früh und spät (3 : 1) oder unreine Spaltung in durchwegs konstante frühe, in durchwegs spaltende und gleichwertige mittlere und in durchwegs konstante späte Individuen (1 : 2 : 1) ergeben.

Für die Spätblüte an sich mag man einen dritten positiven Faktor (C) verantwortlich machen, der jedoch auch in den Formen mit mittlerer oder früher Blütezeit als vorhanden zu betrachten ist und daher bei Erörterung der Verschiedenheit der einzelnen Formen außer Betracht bleiben kann.

Die Konsequenzen, welche sich aus der eben gemachten Annahme ergeben, sind aus der folgenden tabellarischen Uebersicht zu entnehmen:

Elternform I:	Elternform II:
A (Zugfaktor vorhanden)	a (Zugfaktor fehlend)
B (Treibfaktor vorhanden)	b (Treibfaktor fehlend)
Heterozygote, F_1 liefernd :	A B a b von mittlerer, dem Spättermin zuneigender Blühzeit

Gameten, von F_1 produziert: ♀ 4 A B 4 A b 4 a B 4 a b
♂ 4 A B 4 A b 4 a B 4 a b

Kombinationen bezw. Heterozygoten, F_2 liefernd:

1.	1 A B A B	2 A B A b
	frühblühend	frühblühend (bis mittel)
	homozygotisch, konstant	einfach heterozygotisch, spaltend in 3 Typen: früh-konstant (1ABAB), früh- bis mittel-spaltend (2ABAb), mittel-konstant (1AbAb)

2. 1 A b A b mittel- (bis früh-) blühend homozygotisch, konstant	2 A B a B mittelblühend einfach heterozygotisch, spaltend in 3 Typen: früh-konstant (1ABAB), mittel-spaltend (2ABaB), spät-konstant (1aBaB)	4 A B a b mittel- (bis spät-) blühend doppelt heterozygotisch, spaltend wie F_1 in 7 Typen: früh-konstant, früh-spaltend, mittel-konstant, mittel-spaltend T_1, mittel-spaltend T_2, mittel-spaltend T_3, spät-konstant
	2 A b a b mittel- (bis spät-) blühend einfach heterozygotisch, spaltend in 2 Typen: mittel-konstant (1AbAb), mittel-spaltend (2Abab) spät (1 abab)	
3. 1 a B a B homozygotisch, innerlich konstant	2 a B a b spätblühend, äußerlich alle konstant einfach heterozygotisch, innerlich spaltend in 1 aBaB 2 aBab 1 abab	1 a b a b homozygotisch, innerlich konstant

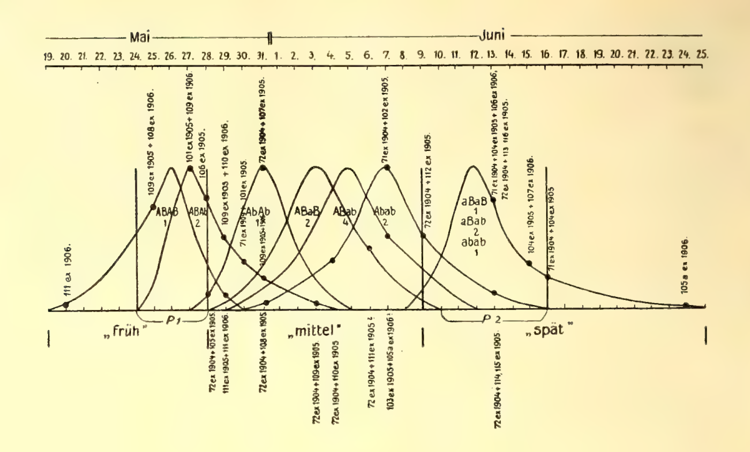
Die in der vorstehenden Uebersicht vorgenommene Gruppierung der Zygoten bezw. der Hybriden zweiter Generation ist keine willkürliche, sondern trifft allem Anscheine nach — zur völligen Sicherstellung reicht mein Material allerdings nicht aus — bezüglich der durchschnittlichen Gruppierung der sieben unterschiedenen Typen in der Spaltungsweise tatsächlich zu. Man kann dieses Verhalten bezw. die siebenstufige Gliederung der Serie durch einen allerdings etwas banalen Vergleich recht

anschaulich machen, indem A einem vor einen Wagen gespannten Zugtier, B einem Treiber verglichen wird. Die erste Stelle in der Kolonne nehmen danach 2 Zugtiere mit 2 Treibern (ABAB) ein, es folgen 2 Zugtiere mit einem Treiber (ABAb), dann zwei Zugtiere ohne Treiber (AbAb), ferner 1 Zugtier und 2 Treiber (ABaB), sodann 1 Zugtier und 1 Treiber (ABab), wobei das Gespann sich schon hinter der Mitte der Kolonne hält, hierauf noch 1 Zugtier ohne Treiber (Abab). Am Schluß steht das Gefährt mit 2 Treibern, jedoch ohne Zugtiere (aBaB), ebenso mit 1 Treiber (aBab), desgleichen das Gefährt ohne Zugtiere und ohne Treiber (abab). Bei aller Banalität mag dieses Bild für den weniger mit der Theorie Vertrauten nicht ohne Nutzen sein.

In unserem Falle gilt allerdings die so geschilderte und veranschaulichte Gruppierung der 7 Typen oder Staffel zu einer Serie nur für den Durchschnitt, für den Mittel- oder Gipfelpunkt der Mengenkurve. Von jedem solchen Punkte aus verteilen sich nämlich Einzelindividuen in abnehmender Zahl nach beiden Seiten hin. Das Vorkommen der einzelnen Typen längs der Skala der Termine des Blühbeginnes ist offenbar durch Kurven zu charakterisieren, welche teilweise übereinandergreifen, wenn auch ihre Gipfel und wohl auch ihre Anfangs- und Endpunkte die oben bezeichnete Reihenfolge einhalten. Bedingen doch auch die Individualität, ebenso innere Ursachen überhaupt, sodann äußere Momente eine gewisse Variationsbreite, indem sie bald verfrühend, bald verspätend wirken.

Dieses Verhalten sei durch die Kurvenschar auf Fig. 8 charakterisiert, deren Details allerdings etwas hypothetischer Natur sind; würde doch nur eine u n g e m e i n g r o ß e Zahl von Einzelbeobachtungen, durch mehrere Generationen verfolgt, eine rein empirische Feststellung der 7 Mengenkurven gestatten. Ich mußte mich darauf beschränken, bezüglich einzelner Punkte jeder Kurve der Figur auf mein Belegmaterial zu verweisen, welches übrigens nur für das V e r t r e t e n s e i n der betreffenden Typenkurve an dem bezeichneten Blühtermin oder Abszissenpunkte zu entscheiden vermag, jedoch über die relative Frequenz oder Individuenmenge (also über den wahren Ordinatenwert) an den einzelnen Kurvenstellen keine sichere Aussage gestattet. (Siehe umstehende Fig. 8.)

Infolge des sichergestellten teilweisen Uebereinandergreifens der Kurven, welche die Verbreitung der einzelnen Typen charak-



Schematische Mengenverteilung der einzelnen Typen (7 bezw. 9) in F2.

Figur 8.

terisieren, ist eine scharfe und sichere Trennung der Individuen zweiter Generation nach ihrem inneren Charakter — ohne Nachprüfung jedes einzelnen Individuums in der dritten Generation — überhaupt unmöglich.

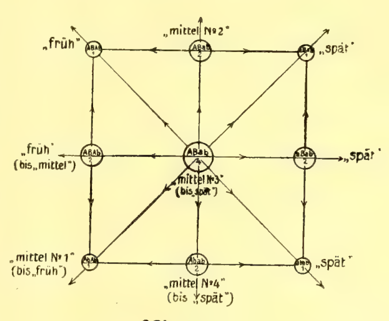
Die vorgenommene Einteilung in drei Gruppen — früh, mittel, spät, je nach der Uebereinstimmung mit der gleichzeitig festgestellten Variationsbreite des Blühbeginnes der Stammrassen — hat demnach nur schematischen Charakter und erscheint sicher und unvermeidlich mit Klassifikationsfehlern bezüglich einer nicht geringen Anzahl von Individuen behaftet.

Wenn trotz dieser nicht zu unterschätzenden Unvollkommenheit das in der zweiten Generation (F_2) gefundene Spaltungsverhältnis mit der — unter Voraussetzung zuverlässiger Klassifizierbarkeit der einzelnen Individuen nach Typen — berechneten Relation 3 : 9 : 4 recht angenähert übereinstimmt, so ist das nur dadurch möglich, daß sich die aus der Frühgruppe in das Intermediärgebiet hinüberreichenden Kurvenanteile und die aus der Mittelzone in das Frühgebiet vordringenden Stücke ungefähr das Gleichgewicht halten. Es werden also offenbar beiläufig ebensoviel Individuen, die eigentlich den Frühtypen angehören, fälschlich als „intermediär" gezählt, als eigentlich „mittlere" unter die „frühen" gerechnet. Nicht ganz vollkommen erscheint dieser Ausgleich zwischen den als „mittel" und den als „spät" gezählten

Individuen. Nachweisbar finden sich nämlich unter den „späten“ nicht wenige, die — gleich einer dem Spättermin zuneigenden Gruppe der Intermediären — in „mittel“ und „spät“ spalten, während unter den zunächst als „intermediär (bis spät)“ gezählten, sich nur selten Individuen (F_2) finden, deren Nachkommenschaft (F_3, F_4) sich ausschließlich als „spät“ erweist. Durch diesen Umstand fällt die Zahl der auf Grund bloßer Beobachtung der zweiten Generation als „spät“ gezählten etwas zu groß aus auf Kosten der als „mittel“ gezählten. So ist die Abweichung der gefundenen Zahlen 57 : 170 : 85 gegenüber den berechneten 56,4 : 170 : 75,2 ohne weiters verständlich und die Annahme der Gültigkeit des Spaltungsverhältnisses 3 : 9 : 4 bei fehlerfreier Gruppierung der Typen erheblich gestützt.

Die theoretisch angenommene und bis zu einem gewissen Grade der Annäherung oder Wahrscheinlichkeit erhärtete Aufstellung von 7 Typen bezw. 9 Kombinationen sei noch durch das nachstehende Diagramm — für F_2, mit Angabe der Vererbungsweise für F_3 — erläutert, wie ich ein solches bereits früher für Fälle von bifaktorieller und von trifaktorieller Verschiedenheit (dihybrider und trihybrider Bastardierung) angegeben habe.[1])

Nochmals sei darauf hingewiesen, daß sehr wohl ein besonderer positiver Faktor C für Spätblütigkeit zugesetzt werden kann, so daß die eine Stammform durch die Formel ABC, die andere durch abC charakterisiert wäre.



Figur 9.

Ob die schon früher erwähnte Erscheinung der „Verfrühung“ bezw. der „Verspätung“ einzelner Hybriden im Vergleich zu den Stammformen[2]) schon zur Statuierung einer weiteren Faktorenkomplikation berechtigt oder einfach auf Neben-

---

[1]) Züchtung der landw. Kulturpflanzen. Bd. IV. 2. A. Fig. 3 a S. 96 und Fig. 3 b S. 100.

[2]) Man vergleiche danach das von Nilsson-Ehle (a. a. O. S. 98, 103) konstatierte Vorkommen von Ueberschreitungen der Elterneigenschaften in beiden Richtungen seitens einzelner Hybriden von Rispenhafer ✕ Fahnenhafer.

wirkungen zu beziehen ist, muß dahingestellt bleiben. Die einfachste Möglichkeit ersterer Art wäre gegeben in der Annahme eines zweiten Treibfaktors (B') in der spätblühenden Stammform, welcher in der frühblühenden Stammform fehlen und auf den Spätblühtigkeitsfaktor (C) selbst etwas verfrühend einwirken würde. Aus den Stammformen ABb'C und abB'C würden unter anderen verfrühte Hybriden von der Formel ABB'CABB'C und verspätete von der Formel abb'Cabb'C hervorgehen. Es wäre müssig die Möglichkeit einer noch weitergehenden Komplikation bezüglich des Faktors C zu erörtern.

Jedenfalls hat sich die Faktorentheorie für diese rationelle und verhältnißmäßig einfache Erklärung des geschilderten „Erbsenblühzeittypus" geradezu glänzend bewährt; sie erhält durch dieses Ergebnis eine neue prinzipielle Stütze.

Dies darf als umso erfreulicher bezeichnet werden, als anscheinend nicht wenige analoge Vererbungsfälle, die gleichfalls auch züchterisch bedeutsam sind, bereits empirisch festgestellt wurden und nun eine befriedigende Aufklärung erfahren.

Ganz analoges ergaben die Untersuchungen von Nilsson-Ehle[1]) über die Bastardierung gewisser Elementarformen von Fahnen- und Spreiz-Rispenhafer. Auch hier gilt augenscheinlich der Erbsenblühzeittypus der äußeren Vererbungweise und die Zurückführung auf bifaktoriellen Unterschied bezw. dihybride Natur der Bastardierung — im Gegensatze zu dem bei Bastardierung anderer solcher Elementarformen zutreffenden Zeatypus. In Uebereinstimmung damit wurden auch konstante Intermediärformen [zwei bestimmte Steifrispentypen: (AbAb und aBaB), welche bei Bastardierung untereinander sowohl Spreizrispen- (ABAB) als Fahnentypen (abab) als Nova hervortreten lassen,] erhalten. Der Spreizrispentypus wird betrachtet als bewirkt durch den Besitz von zwei Faktoren, von denen der eine stärker, der andere schwächer wirksam ist (ABAB), der Fahnentypus als bewirkt durch deren Mangel (abab). In gewissen anderen Bastar-

[1]) Einige Ergebnisse von Kreuzungen an Hafer und Weizen. Botan. Notizen 1908, p. 257—298; Om hafre sorters konstans. Sver. Utsädesfören. Titsks. 1907, p. 228; Kreuzungsuntersuchungen an Hafer und Weizen. I. Teil, speziell S. 91—104. Lund 1909. Vgl. meine Darstellung über Bastardierung beim Hafer in „Die Züchtung der landw. Kulturpflanzen". Herausgegeben von C. Fruwirth. Bd. IV. 2. A. S. 360—365, spez. S. 363.

dierungsfällen kommt jedoch ein trifaktorieller Unterschied in Betracht.

Weiters ist es als wahrscheinlich zu bezeichnen, daß der „Erbsenblühzeittypus“ auch für die Vererbung der Früh- und Spätblüte bezw. Reife bei den Getreidearten gilt. Diese beiden Merkmale wurden bei Weizen, Roggen, Gerste [1]) in der I. Hybridengeneration scheinbar gleichwertig (bis zu Praevalenz der Frühreife) befunden; in der zweiten Generation trat unreine Spaltung ein. Obzwar ein solches Verhalten auch nach dem Zeatypus möglich ist, erscheint doch ein bifaktorieller Unterschied — wenigstens für gewisse Fälle — wahrscheinlicher.

Von speziellem Interesse ist das Entstehen von konstanten Intermediärformen auf dem geschilderten Wege — geradezu ein Charakteristikum des oben geschilderten „Erbsenblühzeittypus“ — und ihre Erklärung aus der Faktorentheorie. Die Möglichkeit in Fällen, für welche der Erbsenblühzeittypus bezw. ein bifaktorieller Unterschied mit Kombination beider Faktoren in der einen, Fehlen beider Faktoren in der anderen Stammform gilt, konstante Intermediärformen von einem (AbAb in meinem Falle des Erbsenblühtermins und wohl auch der Bastardierung Wildhafer × Kulturhafer) oder von zwei Typen (AbAb und aBaB in N. Ehles Bastardierungsfall von Spreizrispen- × Fahnenhafer) zu erhalten, kann gewiß unter Umständen auch züchterisch bedeutsam und verwendbar sein. Dasselbe gilt von der analogen Möglichkeit bei tri- oder plurifaktoriellem Unterschied.

Doch auch auf eine andere Konsequenz sei hingewiesen. So manche in der gegenwärtigen Flora scheinbar spontan vorkommende, als auch manche im palaeontologischen Material vorgefundene Formenkomplexe, die sich zu Serien oder Stufenleitern ordnen lassen und überdies teilweise konstante Intermediärtypen aufweisen, können sehr wohl aus einer Bastardierung von zwei einander fernstehenden Formen hervorgegangen sein. Schon ein bloß bifaktorieller Unterschied reicht, wie oben dargelegt, hiefür aus. Die Zurückführung solcher Reihen von Zwischengliedern auf eine sogenannt spontane, etwa als fortschreitend gedachte Variation erscheint keineswegs immer notwendig, vielmehr dürfte der Gedanke an

[1]) Vgl. meine Angaben in der Züchtung der landw. Kulturpflanzen. Bd. IV. 2. A. S. 175—176, 238, 314.

eine Herkunft aus Hybridisation nicht selten näher liegen und angesichts seiner experimentellen Erhärtbarbeit plausibler sein. Vom Standpunkte der Systematik und der Dessendenztheorie erscheint es ebenso notwendig als wichtig diesen Gedanken zu betonen, da die Rolle des Hybridismus für die Bildung der organischen Formen noch nicht allgemein und ausreichend gewürdigt erscheint.

Anhangweise sei in Kürze darauf hingewiesen, daß sich auch andere komplizierte Typen der äußeren Vererbungsweise einer Erklärung durch die Faktorentheorie zuführen lassen. So können schon bei bifaktoriellem Unterschied bezw. bei dihybrider Natur der Bastardierung recht verschiedene Spaltungsverhältnisse — der äußeren Erscheinung nach — resultieren. Haben beispielsweise beide Faktoren eine gleichartige, eventuell nur verschieden intensive Wirkung, so ergibt sich das Spaltungsverhältnis 15 : 1, eventuell — wie N. Ehle[1]) speziell an der Vererbungsweise der braunen bis schwarzen Aehrenfarbe bei gewissen Elementarformen des Weizens (betr. Kornfarbe auch 63 : 1 vorkommend) und des Hafers gezeigt hat — eine Serie von Farbstufen in den Relationen 1 (ABAB) : 2 (ABAb) : 1 (AbAb) : 2 (ABaB) : 4 (ABab) : 1 (aBaB) : 2 (Abab) : 2 (aBab) : 1 (abab). Ist der eine Faktor (Hauptfaktor A) stark wirksam und gibt der zweite (Nebenfaktor B) sowohl bei doppeltem als bei einfachem Vorkommen in der Zygote denselben Verstärkungseffekt, so resultiert ein gleiches Aussehen von 1 (ABAB) — konstant und von 2 (ABAb) — spaltend. In diesem Falle gilt das Spaltungsverhältnis 3 (1 konstant, 2 spaltend) : 12 : 1 (konstant) bezw. folgendes empirische Vererbungschema:

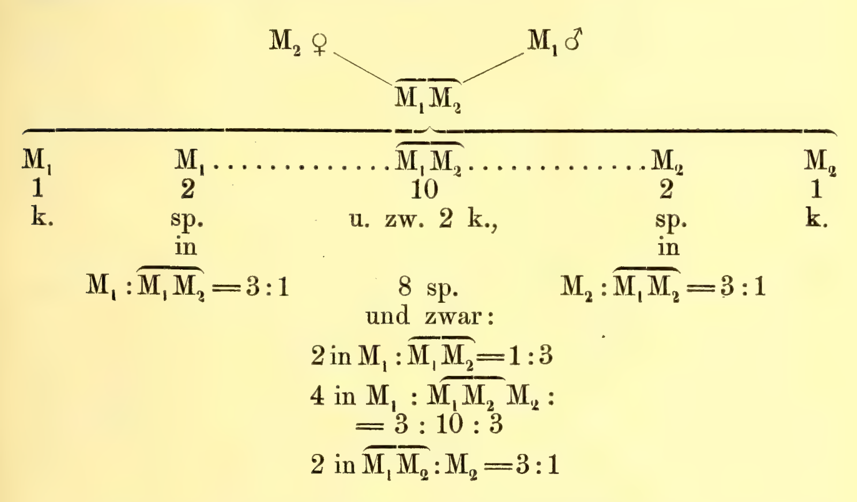
M_2 ♀ ⟍ ⟋ M_1 ♂

$\overline{M_1 M_2}$

M_1	M_1	$\overline{M_1 M_2}$	M_2
1	2	12	1
k.	sp.	u. zw. 2 k.,	k.
	in	10 sp. u. zw.:	
	$M : \overline{M_1 M_2} = 3 : 1$	2 in $M_1 : \overline{M_1 M_2} = 1 : 3$	
		4 in $M : \overline{M_1 M_2} : M_2 = 3 : 12 : 1$	
		4 in $\overline{M_1 M_2} : M_2 = 3 : 1$	

[1]) Kreuzungsuntersuchungen an Hafer und Weizen. I. Teil 1909, S. 53, 55; 71; 29. Vergl. E. von Tschermak, Züchtung der landw. Kulturpflanzen. Bd. IV. 2. A. S. 174—175, 362—363.

Verrät sich hingegen — bei sonst gleichen Voraussetzungen, wie sie jetzt eben gemacht wurden — der zweite Faktor äußerlich nur bei doppeltem Vorkommen in der Zygote, nicht bei einfachem, so resultiert das Spaltungsverhältnis 3 (1 konstant, 2 spaltend): 10 : 3 (1 konstant, 2 spaltend) = 1 : 3, 3 : 1 bezw. folgendes empirische Vererbungsschema:



Dem oben geschilderten „Erbsenblühzeittypus" nahe verwandt und rationell ebenfalls auf dihybride Bastardierung zurückzuführen ist der früher von mir aufgestellte „Gerstenspelzentypus". Derselbe wurde von mir speziell für die Vererbungsweise der Beschalung bezw. Nacktheit des Kornes bei der Gerste und mit Wahrscheinlichkeit auch für die Zeilenzahl und die Aehrendichte bei der Gerste gültig befunden.[1])

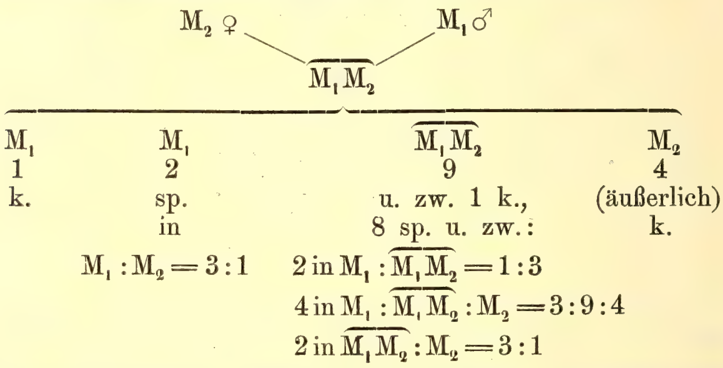
Diese Vererbungsweise gilt nach meinem Befunde auch für die Bastardierung von Wildhafer (Avena fatua) und Kulturhafer (Avena sativa „Dollarhafer") Die erste Hybridengeneration zeigte ziemlich kräftige Behaarung der Deckspelzen, jedoch bloß der unteren Blüte, sowie ihrer Basis; die Begrannung kann dabei auch gänzlich fehlen und die Körner fallen nicht leicht aus.

Die zweite Generation bot Spaltung dar in eine Serie, welche von Vollausprägung des für den Wildhafer besonders charakteristischen Merkmals: „besonders kräftige Behaarung der Deckspelzen der beiden Blüten der Aehrchen sowie auch am Callus und an der Rachis" (in Korrelation mit diesem Merkmal steht Be-

[1]) Züchtung der landw. Kulturpflanzen. Bd. IV. 2. A. S. 311, 306, 308.

grannung beider Blüten und frühes Ausfallen der Körner) durch abgestufte Intermediärtypen bis zur Reinausprägung des Kulturhafermerkmales: „nackte Deckspelzen mit fehlender oder sehr schwacher Behaarung an der Basis der Deckspelzen“ reicht. Die Prüfung in der dritten Generation ließ bei ausgiebigem Nachbau das vollständige Konstantbleiben der wildhafergleichen Individuen, das teilweise Konstantbleiben, teilweise Aufspalten von kulturhafergleichen Individuen in Kulturform und Wildform, die Konstanz nur einzelner intermediärer Individuen erkennen; beispielsweise wurde ein Individuum zweiter Generation in 61 Tochterindividuen nach geprüft und samenbeständig befunden. [1])

Die charakteristische empirische Formel [2]) lautet:



Der wesentliche äußerliche Unterschied gegenüber dem „Erbsenblühzeittypus“ besteht darin, daß einzelne, der einen Stammelternform gleichende Hybriden in die beiden reinen Elternformen, nicht in die eine Elternform und in Intermediäre spalten, und daß von den Intermediären 2/9 in Elternform I und Intermediär (beim Erbsenblühzeittypus fehlen schematisch solche Intermediäre), 4/9 (statt 6/9) in Elternform I, Intermediär und Elternform II spalten.

Die rationelle Erklärung dieses Verhaltens erscheint dadurch gegeben, daß in dem einen Elter 2 Faktoren (ABAB) gegeben sind, die im anderen Elter fehlen (abab). Von diesen Faktoren bleibt der eine (B), wenn allein vorhanden — gleichgiltig ob doppelt oder ob einfach in der Zygote gegeben — ohne sinn-

[1]) Züchtung der landw. Kulturpflanzen, Bd. IV., 2. A., S. 311, 306, 308. Die dort (S. 311) gemachte Angabe des Spaltungsverhältnisses der beschalten und halbbeschalten zu den nackten Formen ist von 3 : 1 auf 4, 3 : 1 (= 13 : 3) zu korrigieren.

[2]) In dieser bedeut M_1 Kulturform, M_2 Wildform.

fällige Wirkung (1 a B a B, 2 a B a b, 1 a b a b äußerlich gleich erscheinend = M_2), der andere Faktor (A) bringt jedoch — gleichgiltig ob doppelt oder ob einfach in der Zygote gegeben — das für die eine Stammform charakteristische Merkmal (M_1) nur dann zur vollen Ausprägung, wenn der zweite Faktor (B) daneben doppelt vorhanden ist. Dies gilt für die Kombinationen 1ABAB und 2ABaB, von denen die erste homozygotisch ist, bezw. konstant bleibt, die andere einfach heterozygotisch ist, bezw. zweiseitig spaltet und zwar äußerlich in $M_1 : M_2 = 3 : 1$ bezw. in (1AB AB + 2 AB aB) : (1 aB aB) spaltet. Hingegen bewirken die Kombinationen mit einfachem Vorkommen oder Fehlen von B äußerlich Mittelformen ($\overline{M_1 M_2}$) u. zw. 4 ABab, 2 ABAB, 2 Abab spaltende, 1 AbAb konstante.

So finden die von mir seinerzeit [1]), als es mir noch angezeigt schien mich auf die rein empirische oder phaenomenologische Darstellung zu beschränken, aufgestellten Schemata eine relativ einfache Erklärung nach der Faktorentheorie. Nur bezüglich des Polonicumtypus [2]) muß ich es, da meine bezüglichen Versuche noch nicht abgeschlossen sind, vorläufig unentschieden lassen, ob das Verschwinden des reinen Merkmales der einen Stammform ein absolutes ist, oder ob ein solches nur durch ein sehr weites Spaltungsverhältnis, etwa 63 : 1, 255 : 1, 1023 : 1 infolge 3, 4 oder 5 faktorieller Verschiedenheit vorgetäuscht ist, wobei allerdings das Auftreten konstanter Individuen mit bloß minimaler Andeutung des anderen stammelterlichen Merkmales noch unerklärt bliebe. Zur Erklärung der besonderen Vererbungsweise mancher Quantitätsmerkmale — Korngröße, Korngewicht — mit scheinbarem Verschwinden des einen oder der beiden durch die Stammeltern repräsentierten Extreme und mit Konstantwerden gewisser Zwischenstufen dürfte die Annahme eines plurifaktoriellen Unterschiedes heute schon als ausreichend zu bezeichnen sein.

---

[1]) Ueber die Züchtung neuer Getreiderassen mittels künstlicher Kreuzung. Zeitschr. f. d. landw. Versuchswesen. 1901. S. 1053—1056; Züchtung der landw. Kulturpflanzen. 1. A. S. 77—79. — 2. A. S. 84, 86.

[2]) Derselbe wurde von mir zuerst für das Merkmal: lange, schmale, schlaffe Hüllspelzen, wie sie für Triticum polonicum charakteristisch sind, gegenüber kurzen, breiten, härteren Hüllspelzen von Triticum vulgare festgestellt; anscheinend gilt dieselbe Vererbungsweise für das Merkmal: stark gekielte bis geflügelte Spelzen (Tr. Spelta, turgidum, polonicum, Secale) gegenüber den abgerundeten Spelzen von Tr. vulgare (Züchtg. der landw. Kulturpflanzen. 1. A. S. 131, 136, 141—144. — 2. A. S. 171—172, 181—183).

Mendelian Characters in Plants, Animals and Man.

by **C. C. Hurst,**

Director of the Burbage Experiment Station (England).

The year 1866 marks an epoch in the history of Evolution. In that year Mendel published in this journal his classical memoir on heredity. More than a quarter of a century elapsed ere Mendel's remarkable contribution attracted the attention of the scientific world, and in the meantime the great man passed away unknown to the world of science. The simultaneous discovery of Mendel's memoir by de Vries, Correns and Tschermak, early in the year 1900, is one of the romances of Science.

Since 1900, Mendel's fame has increased by leaps and bounds until at the present moment the cult of Mendelism is spread far and wide over the civilized world. When one considers that the Mendelian principles of heredity were based on a few simple experiments with the common garden pea, this rapid development is indeed remarkable. The living power and truth of Mendelism can only be due to the fact that the experiments of Mendel, simple though they be, were conceived, completed, and interpreted by a master mind.

Mendel's great discovery was the reality of segregation. Other observers had noted the phenomenon of Segregation in both plants and animals, but Mendel was the first to perceive its reality, and to realise its true meaning.

While others were content to regard segregation merely as irregular variation, Mendel perceived that segregation implied a regular mode of inheritance that was not only qualitative but quantitative, and the demonstration of the Mendelian ratios led naturally to Mendel's conception of differential characters.

In his experiments with garden peas Mendel found seven pairs of differential characters, viz: — Rounded and wrinkled seeds, yellow and green cotyledons, coloured and white seed coats, inflated and constricted seed-pods, distributed and bunched flowers,

and tall and dwarf stems. Mendel demonstrated that all these differential characters truly segregated after crossing.

During the last few years, many experimenters, in many lands, have applied the Mendelian principles to many kinds of plants and animals, including Man himself. These experiments have yielded a heavy harvest of facts which fully confirm Mendel's original conceptions of the nature of heredity.

In illustration of this, a list of characters in plants, animals and Man, which have been found to be subject to Mendel's law of segregation, is given below, together with the names of the experimenters and observers concerned in their determination. This list, though fairly comprehensive, is by no means complete, and new characters are being added almost every day.[1])

[1]) In compiling this list of Mendelian characters no attempt has been made to detail the germinal factors concerned in the formation of the visible characters noted in the list. In certain cases, therefore, characters included may be merely different reactions of the same germinal factors, while others may be due to various combinations of unit-factors.

List of Characters subject to Mendel's Law.

a) Plants.

Agrostemma.

Purple, and pale coloured flowers. (de Vries.)

Amarantus.

Red, and green foliage. (de Vries.)

Anagallis.

Red, and blue flowers in the Pimpernel. (de Vries, & Tschermak.)

Antirrhinum.

Tall, short, and dwarf habit of growth in the Snapdragon.

Green, yellow, white, and variegated leaves.

Normal, and peloriate flowers.

Pure white (weiß), „White Queen", ivory (elfenbein), and yellow (gelb) flowers.

Pale (blaß), intermediate (mittel), and deep (dunkel) coloured forms of rose-doré (chamois-rosa auf elfenbein), bronze (chamois-rosa auf gelb), magenta (rot auf elfenbein), and crimson (rot auf gelb) flowers.

Tinged (fleischfarbig), self-coloured (ganz), Delila, striped (gestreifte) and marbled (picturatum) forms of each of the above 4 colours. (de Vries, Wheldale, Baur, & Hurst.)

Aquilegia.

Green, and variegated leaves in the Columbine. (Baur.)

Aster.

Coloured, and white flowers. (de Vries.)

Atropa.

Red, and green stems, brown, and yellow flowers, black, and yellow fruits in the Nightshade. (de Vries, Bateson & E. R. Saunders.)

Avena.

Black, yellow, grey, and white glumes in Oats.
Presence and absence of ligules. (John Wilson, and Nilsson-Ehle.)

Berberis.

Hairy, smooth, 3 spined, and 5 spined stems, yellow, and orange flowers.
Revolute, flat, glaucous, green, & purple leaves. (C. E. Saunders, and Hurst.)

Brassica.

White, and yellow flesh in Swedes & Turnips.
Bulbing, and non-bulbing stems.
Laciniate Kale, Swede, Kohl Rabi, and Cabbage foliage.
Green, and purple leaves. (Sutton, and Hurst.)

Bryonia.

Red, and black fruits, monoecious, and dioecious flowers, male and female sex. (Correns, Bateson and E. R. Saunders.)

Bursa (Capsella).

Angular, and rounded capsules. Heteris, tenuis, rhomboidea, and simplex forms of B. bursa-pastoris and B. Heegeri. (Shull.)

Campanula.

Blue, and white flowers.
Normal, and monstrous calyx. (de Vries, and Correns.)

Canavalia.

Tall, and semi-dwarf habit of growth.
Pink, and white flowers.
Red, and white testa. (Lock.)

Cattleya.

Purple, and white (albino) flowers. (Hurst.)

Chelidonium.

Normal, and laciniate leaves & petals. (de Vries.)

Chrysanthemum.

Yellow, and white flowers. (de Vries.)

Clarkia.

Magenta-red, salmon-pink, and white flowers. (Bateson, Punnett, and de Vries.)

Coreopsis.

Yellow, and brown flowers. (de Vries.)

Cucurbita.

Size, and shape of fruits. (Emerson.)

Datura.

Red, and green stems.
Violet, and white flowers.
Prickly, and smooth fruits. (de Vries, Bateson, E. R. Saunders, and Baur.)

Delphinium.

Single, and semi-double flowers.
Blue, pink, and white flowers. (Bateson, & Hurst.)

Dendrobium.

Purple, and white (albino) flowers. (Hurst.)

Dianthus.

Single, semi-double, and double flowers in the Carnation. (Norton.)

Digitalis.

Normal, heptandrous, and campanulate flowers in the Foxglove.
Magenta, and white flowers.
Red, and yellow spots of flowers. (Keeble, Pellew, Jones, E. R. Saunders, and Hurst.)

Epilobium.

Red, and white flowers.
Grey-green, and yellow pollen. (Correns.)

Fragaria.

Various characters in F. virginiana & F. elatior.
Red, and tinged-white fruits of strawberries.
Garden, and alpine forms. (Strasburger, & Hurst.)

Gerbera.

Red, and yellow flowers. (Bateson, and Lynch.)

Geum.

Red, and yellow flowers. (de Vries.)

Gossypium.

Branched, unbranched, tall, and short habit of growth in the Cotton plant.
Early, late, and continuous flowering-habit.
Light green, dark green, red spotted, and faintly spotted leaves.
Glabrous, and hirsute petiole of leaf.
Pointed, and rounded leaves.
Red, yellow, lemon, creamy-white, purple spotted, and unspotted petals.
Tubular, and campanulate corolla.
Long, short, rich-yellow, pale-yellow, and buff coloured anthers.
Long and short style.
Green, brown, cream, white, long, short, regular, irregular, even, uneven, fine, and coarse lint.
Large, small, fuzzy, naked, loose, and adhering seeds. (Fletcher, Balls, Fyson & Leake.)

Helianthus.

Branched, and unbranched habit of growth in the Sunflower.
Purple, and yellow disc of flower. (Shull.)

Hordeum.

Lax, dense, hooded, normal, beardless, bearded, 2-rowed, 6-rowed, simple, and compound ears in the Barley.

Various degrees of sterility in lateral florets.
Broad, and narrow glumes.
Black, and white paleae. (Biffen, Tschermak, Johannsen, and John Wilson.)

Hyoscyamus.

Annual, and biennial habit of growth.
Dark, and pale flowers. (Correns, and de Vries.)

Lathyrus.

Tall, bush, prostrate cupid, and erect cupid habit of growth in the Sweet Pea.
Flat, hooded, waved, and snapdragon standards of flowers.
Purple, red, white, cream, crimson, rose-pink, scarlet, orange, salmon, and blue flowers.
Self-coloured, bicolor, picotee edged, and flaked flowers.
Long, and round pollen-grains.
Fertile, and sterile anthers.
Dark, and light coloured seeds and axils of stems.
(Bateson, E. R. Saunders, Punnett, Biffen, Cuthbertson, Thoday, and Hurst.)

Linaria.

Orange, and yellow palate of flowers. (de Vries.)

Lunaria.

Green, and variegated (albo-marginata) leaves. (Correns, and Baur.)

Lychnis.

Annual, and perennial habit of growth.
Hairy, and smooth Leaves.
Reddish-purple, bluish purple, and white flowers.
Curved and straight capsules.
(de Vries, Bateson, E. R. Saunders, Punnett, and Shull.)

Lycopersicum.

Tall and dwarf habit of growth in the Tomato.
Normal-cut-leaf, entire, tripinnate, smooth, rough, green, and yellow leaves.

Many-celled, 2-celled, round, pyriform, conic, compressed, smooth, tomentose, red, pink, and yellow fruits.
Red, and yellow flesh of fruits.
Yellow, and white skin of fruit.
(Price, Drinkard, East, and Hurst).

Matthiola.

Branched, and unbranched habit of growth in Stocks.
Hoary, glabrous, glandular, and glandless leaves.
Annual, and biennial habit of growth.
Single, and double flowers.
Purple, red, blue, white, cream, sulphur-white, crimson, terra-cotta, flesh, rose, lilac, violet, copper, and plum coloured flowers.
Green, and brown seeds.
(E. R. Saunders, Bateson, Punnett, Correns, Tschermak, and Wheldale.)

Melandrium.

Green, and white leaves. (Baur.)

Mimulus.

Normal, and monstrous flowers. (Correns.)

Mirabilis.

Tall, and short habit of growth.
Green, variegated, and yellow (chlorina) leaves.
Crimson, yellow, white, pale yellow, magenta, orange-red, white-flaked-magenta, magenta rose, white-flaked-yellow, pale yellow-flaked-yellow, and magenta-rose-flaked-orange-red flower colours. (Correns, Marryat, and Baur.)

Nicotiana.

Purple, red, pink, yellow, and white flowers.
Blue, and grey-white pollen.
Inflated, and funnel-shaped corolla.
(Lock, Haig-Thomas, and Hurst.)

Odontoglossum.

Yellow, cream, white, blotched, and plain flowers. (Hurst.)

Oenothera.

Long, and short style.
Rubricalyx, and rubrinervis forms.
(de Vries, and Gates.)

Papaver.

Tall, and dwarf habit of growth in Poppies.
Purple, red, white, single, and double flowers.
Various colour types and patterns of the „Shirley“ Poppy.
Black, and white basal spot in petals of flower. (de Vries, Bateson, Shull, and Hurst.)

Paphiopedilum (Cypripedium).

Purple, and albino forms.
Spotted, and striped colour-patterns in the dorsal sepal of the flower.
Yellow, and green plastid colours in the flowers. (Hurst.)

Pelargonium.

Green, yellow-green, variegated (albo-marginata), and yellow leaves.
Light red, rose-pink, salmon-pink, tinged white, and pure white flowers. (Baur, and Hurst.)

Petunia.

Single, and double flowers. (de Vries, & E. R. Saunders.)

Phaseolus.

Tall, and dwarf habit of growth in Beans.
Green, and white leaves.
Purple, red bicolor, and white flowers.
Constricted, inflated, stringy, stringless, blunt, pointed, axial, terminal, green, and yellow pods.
Purple, yellow, brown, orange, dark-red, black, and white seeds.
Size, shape, and weight of seeds.
Self coloured, bicolor, and mottled seeds.
Hypo-geal, and epi-geal cotyledons.
(Emerson, Tschermak, Shull, and Johannsen.)

Phyteuma.

Violet, blue, and white flowers. (Correns.)

Pisum.

Tall, half dwarf, and dwarf habit of growth in Peas.
Long, and short internodes, thick, and thin stems.
Early, and late flowering and ripening.
Purple, red, and green axils.
Purple, pink, and white flowers.
Distributed, and bunched flowers.
Normal, and fasciated stems.
Green, and yellow unripe pods.
Inflated, constricted, blunt, pointed, wide, and narrow pods.
Round, indent, and wrinkled seeds.
High, and low absorptive capacity of seeds.
Long, round, simple, and compound starch grains in seeds.
Yellow, and green cotyledons.
Dark, and pale hylum of seed.
Purple spotted, reddish dotted, mapled, grey, and white seed-coats.
(Correns, Tschermak, Bateson, E. R. Saunders, Punnett, Lock, Gregory, Darbishire, Keeble, Pellew, and Hurst.)

Polemonium.

Blue, white, and yellow flowers. (de Vries, and Correns.)

Primula.

Palm-leaved, fern-leaved, ivy-leaved, and parsley-leaved forms in the Chinese Primrose.
Dark red, pale red, and green stems.
Pure white, tinged white, flaked white, flesh coloured, salmon-pink, rose-pink, red, crimson, magenta, lavender, and blue flowers.
Small-eyed, large-eyed, dark-eyed, and light-eyed flowers.
Imbricate (sinensis), and stellate (stellata) petals.
Normal, and giant forms of stellata.
Short style with large pollen grains and „thrum-eye", long style with small pollen-grains and „pin-eye", and homostyled.
Red, and green stigmas.

Petalody of sepals.
Single, and double flowers.
(Bateson, Gregory, Keeble, Pellew, and Hurst.)

Prunus.

Hairy, and smooth fruits in Peaches and Nectarines.
Large, and normal flowers.
Reniform glands, round glands, and glandless petioles of leaves.
(Rivers, and Bateson.)

Ranunculus.

Spiny, tuberculated, and smooth fruits. (Bateson, E. R. Saunders and Punnett.)

Salvia.

Purple, red, and white flowers. (Bateson and E. R. Saunders.)

Secale.

Winter, and Summer varieties of Rye.
Blue-green, and yellow-green grain.
(Tschermak, and Ruëmker.)

Silene.

Red, rose, and white flowers. (de Vries.)

Solanum.

Strong, medium, and weak-coloured stems in the Potato.
Normal, and twisted leaves.
Round, oval and long tubers.
Deep, and shallow-eyed tubers.
Purple, red, and tinged-white tubers.
Coloured, and pure white flowers.
Self-coloured, and tongued-pattern of flowers.
Sterile, and fertile anthers.
Immunity, and susceptibility to disease.
(Salaman, and East.)

Trifolium.

Red, and white flowers.
Five-leaved, and three-leaved clover.
(de Vries.)

Triticum.

Winter, and spring habit in wheat.
Thick-hollow, thin-solid, angular, circular, bristly, and smooth stems.
Rough, smooth, broad and narrow leaves.
Beardless, bearded, compact, and dense ears.
Felted, smooth, keeled, rounded, large, and small glumes.
Red, white, and grey chaff.
Red, white, long-narrow, and short-round grains.
Hard-translucent, soft-opaque endosperms.
Strong, and weak quality of flour.
High, and low yield of grain.
Early, and late ripening of grain.
Susceptibility and immunity to yellow rust.
(Spillmann, Tschermak, Biffen, John Wilson, and Nilsson—Ehle.)

Tropaeolum.

Tall, and dwarf habit of growth.
Red, and yellow flowers. (Weiß.)

Ulmus.

Opposite, alternate, small, and large leaves.
Long, and short petioles in the Elm. (Henry.)

Urtica.

Much serrated, and little serrated edges of leaves in the Nettle.
Green, and yellow-green (Chlorina) leaves. (Correns, and Baur.)

Verbascum.

Yellow, and white flowers. (Shull.)

Veronica.

Blue, and white flowers. (de Vries.)

Viola.

Dissected, undissected, pubescent, and glabrous leaves in the Violet.

Blue, and white flowers.
Purple, and green capsules.
Brown, buff, black, and pale yellow seeds. (de Vries, and Brainerd.)

Zea.

Flint, dent, and sweet corn in Maize.
Purple, white, yellow, and red seeds.
Large, and small grains.
Long, and short stalks.
(de Vries, Correns, Lock, East, Shull, and Emerson.)

---

b) Animals.

Abraxas.

Typical, light (lacticolor), and dark (Varleyata) forms of moths in A. grossulariata. (Currant Moth.)
Male, and female sex.
(Doncaster, Raynor, Bateson, & Newman.)

Amphidasys.

Typical, and black (doubledararia) forms of moths in A. betularia. (Peppered moth.) (Bateson, Main, and Harrison.)

Aglia.

Typical, and dark (lugens) forms of moths in A. tau.
(Bateson, Standfuss, and Castle.)

Angerona.

Typical-reticulated, and dark-banded (sordiata) forms of moths in A. prunaria. (Doncaster.)

Arion.

Black, brown, red, and striped slugs. (Collinge, and Cockerell.)

Athene.

Yellow, and black eyes in A. noctua (Little Owl). (Bateson, and Giglioli.)

Axolotl.

Dark, and light larvae. (Häcker.)

Bombyx.

Dark, and light moths in B. mori (Silkworm).
Dark, white, self-coloured, light-striped, and dark striped larvae.

Black, red, blue, and brindled worms.
Salmon-coloured cocoons.
Yellow, and white silk.
(Coutagne, Toyama, and Kellogg.)

Bos.

Polled, and horned cattle.
Red, black, red-roan, blue-roan, white, brown, brindled, dun, and yellow coat-colours in Cattle.
White face in Hereford cattle.
White back-stripe in Longhorn cattle.
Long, and short faces.
Stout-short-legged, and slender-long-legged breeds. (Dexters and Kerries.)
Hollow, and round rump. (Shorthorn & Angus.)
(Bateson, Spillman, and James Wilson.)

Callimorpha.

Red, and yellow hind wings in C. dominula. (Bateson, Standfuss, and Newman.)

Canis.

Black, and red coat-colour in Retriever dogs.
Brindle, and wheaten coat in Scottish terriers. (Hurst.)

Capra.

Horned, and hornless goats. Lop (Indian), and Erect (Irish) ears.
Presence, and absence of neck-wattles.
(Bateson, Boys-Smith, and Davenport.)

Cavia.

Short, and long (Angora) hair in Guinea-pigs.
Rough-rosetted (Abyssinian), and smooth coats.
Agouti, yellow-agouti, silver-agouti, black, blue, red, black-red, yellow, cream, cinnamon, yellow-cinnamon, silver-cinnamon, chocolate, and silver-fawn coat-colours.
White with black points, white with chocolate points, white with red points (albinos).

Brindled, and spotted coat-colour patterns.
Dark, ruby, and pink eyes.
(Castle, Forbes, Sollas, and Mac Curdy.)

Coccinella.

Red, and melanic types. (Johnson.)

Columba.

Normal, and webbed feet in pigeons.
Plain head, and „shell“ feathers. (Nun.) Blond, and white doves.
Barb and Tumbler black, blue (Rock), red, Tumbler-white, Fantail-white, black and white, blue and white, ticked white, and tricolor plumage.
Chequered, blue, and white rumps.
Pigmented, and unpigmented beaks and claws.
Red, and flesh-coloured eye-wattles.
White („pearl“), orange, and black („bull“) eyes.
(Staples-Browne, Bond, Bonhote, Strong, and Cole.)

Crioceris.

Dark, and light forms of Asparagus Beetles. (Lutz.)

Drosophila.

Long, short, veined and scalloped wings of Vinegar Flies.
High, and low productiveness, dwarfness.
Red, and white eyes.
Male and female sex.
(Morgan, Lutz, Castle, Carpenter, Clark, Mast, and Barrows.)

Equus.

Trotting, and pacing gait in horses.
Bay-brown, shire-black, liver-chestnut, yellow-chestnut, white-grey, roan-grey, and dun coat-colours.
Concave, and convex faces.
Straight, and curved thighs and hocks.
Prick-ear, drooping-ear, forward-droop, and outward-droop of ears.
Sprinters, and stayers.
Liability to cataract-blindness, breaking blood-vessels, and paralytic roaring.

Long-back, and short-back.
(Bateson, Robertson, James Wilson, Bunsow, and Hurst.)

Felis.

Short, and long (Persian) hair in Cats.
Short (Manx), and long tail.
Red, cream, black, blue, and tortoise-shell coat-colours.
Striped, and blotched tabby-patterns.
(Doncaster, Bateson, Davenport, Pocock, & Hurst.)

Gallus.

Rose, pea, single, walnut, Y, V, Breda, and silky combs.
Leghorn, Dorking, Wyandotte, Rock, Silky, Rosecomb-Bantam, Andalusian, Breda, and other dominant and recessive kinds of white plumage.
Black, and blue plumage of Andalusians and Bredas.
Buff, black and red plumage of various breeds.
Self-coloured, barred (Cuckoo), pencilled, spangled, laced, mottled, and pile patterns of plumage colour.
Gold and silver-Duckwing patterns.
Black and white Crests.
Brown-striped, and pale brown down-colour.
Crested, muffed, bearded, and plain-heads.
Normal, extra-toed, vulture-hocked, rumpless, wingless, and web-footed birds. Cerebral hernia, low-narrow, and high-wide nostrils.
Plain, silky and frizzled feathers.
Red, and white ear-lobes.
Red, black, dark brown, pearl, and daw eye-colours.
Black, white, yellow, willow, and horn-coloured, feet, shanks, and mandibles.
White, yellow, blue, and Silky-black skin-colour.
Shrieking, and non-shrieking voices.
Broody, and non-sitting habits.
(Bateson, Punnett, Davenport, Spillman, Pearl, Surface, Goodale, and Hurst.)

Gastroidea.

Blue-black, and bright-green forms of G. dissimilis. (Mc. Cracken.)

Gryllus.

Wing dimorphism in Gryllus. (Lutz.)

Helix.

Unbanded, and five-banded types of snails (H. hortensis and H. nemoralis).

Yellow, red, and brown ground-colour. (Lang.)

Hemerophila.

Dark-coloured variety, and type in H. abruptaria. (Bateson and Harris.)

Hippodamia.

Spotted patterns of elytra in H. quinquesignata, lecontei, convergens, extensa, and glacialis. (Johnson.)

Leptinotarsa.

In the Colorado Potato-beetle, typical L. decemlineata and its varieties pallida, melanicum, tortuosa, and rubrivittata.

Typical L. multitaeniata and its varieties melanothorax and rubicunda. (Tower.)

Lepus.

Short fur, and long (Angora) hair in rabbits.

Grey, black, white-tailed-yellow (Silver Fawn), blue-tailed-yellow (Tortoiseshell-Dutch, and Sooty Lop), blue-grey (Dutch), blue (Dutch), cream, blue-fawn (Dutch), and pale-sooty (Lop), coat-colours.

Pure-white (Polish), and Himalayan-white albinos.

Selfcoloured, English-spotted, Dutch marked, spotted Dutch, and black and tan coat-colour patterns.

Plain and silvered-coats.

Fertility and partial sterility in Lops. (Castle, Punnett, and Hurst.)

Lasiocampa.

Red, and white fur in L. quercus sicula and L. q. meridionalis. (Bateson, Bacot and Warburg.)

Lina.

Spotted, and self-coloured-black elytra in L. lapponica. (Mc. Cracken.)

Melasoma.

Spotted, intermediate, and self-coloured-black elytra in M. scripta. (Mc. Cracken.)

Mus.

Agouti-grey („brown“), Alexandrian-black, Norway-black, and albino coat-colours in Rats.

Irish, hooded, and self-coloured coat-colour patterns in Rats.

Hairy and naked skin in Mice.

Normal and waltzing Mice

Yellow, grey (agouti), black, chocolate, cream, blue-grey, pale-grey (Chinchilla), blue, pale-blue, cinnamon, pale-cinnamon, pale-chocolate, lilac, pale-lilac, and pure white (albino) coat-colours in Mice.

Self-coloured, dominant piebald, and recessive piebald coat-colour patterns in Mice.

Black (dark-brown), ruby (chocolate), and pink eyes in mice.

(Bateson, Doncaster, Mudge, Morgan, Mac Curdy, Castle, Campbell, Darbishire, Allen, Cuénot, Durham, Little, Schuster, and Hagedoorn.)

Numida.

Pearl-coloured, and white plumage in Guinea-fowls. (Davenport.)

Ovis.

Horned, and hornless sheep.

White, and black wool.

White, black, and speckled faces.

Woolly, and bare heads.

Black, blue, and white, skin and faces in Wensleydale sheep.

Normal and otter breed (Ancon).

(Wood, Bateson, Davenport, Robertson, and Dwight.)

Serinus.

Full crested, half crested, plain-headed, and bald-headed canaries.

Green, cinnamon, „Jonque“, and „Mealy“ plumage-colour.

Clear, pied, mottled, and ticked colour-patterns.
Lizard-cap-and-lacings, shoulder-striping, black-wing, olive-breast, and white-laced remiges.
Black, and pink (juvenile) eyes.
Male, and female sex.
(Bateson, Davenport, Noorduijn, & Durham.)

Sus.

Yorkshire-white, Berkshire-black, and Tamworth-red colours in pigs.
Self-coloured-black, and white-belted-black (American) colour-patterns.
Mule-foot, and normal feet.
(Spillman, Bateson, Staples-Browne, & Simpson.)

Triphaena.

Melanic, and reddish forms of T. comes. (Bateson, Bacot, and Prout.)

Xanthorhoe.

Purplish-banded, and black-banded forms of X. ferrugata. (Doucaster, and Prout.)

---

c) Man.

Brown (Self Duplex), Grey (Ringed Duplex), and blue (Simplex), eye-colours.

Fiery-red, auburn, (brown-red), and flaxen (yellow) hair colours.

Straight, wavy, and curly hair-forms.

Dark (Brunet), fair (Blond), and intermediate skin-colours in „white“ races.

Various grades of skin-colours in mulattos and „whites“.

Pale, fresh, and coloured complexions in „white“ races.

Normals, and various grades of „albinos“ in black and „white“ races.

Short, and Tall stature in Filipinos.

Round, and long heads in Filipinos.

Broad, and narrow noses in Filipinos.

Musical, and non-musical temperaments.

Immunity, and susceptibility to various kinds of diseases.

Various inherited deformities and defects.

Dominant hereditary malformations and diseases include: Brachydactyly, aborted fingers, split-hand and split-foot, Cataract, Tylosis palmaris et plantaris (Keratosis), Epidermolysis bulbosa, Xanthoma, Multiple Teleangiectasis, Hypotrichosis congenita familiaris, Monilithrix, Porokeratosis, Enlarged spleen, Diabetes insipidus (polyuria), Hermaphroditism, Hereditary Chorea, Stationary night-blindness, and the Sex-limited diseases. Haemophilia, Colour-blindness, Pseudo-hypertrophic muscular paralysis (Gower's Disease), and certain kinds of night-blindness.

Recessive hereditary diseases include Retinitis pigmentosa, alkaptonuria, certain forms of Deaf-mutism, insanity and Imbecility.

(Farabee, Bateson, Punnett, Davenport, Gossage, Drinkwater, Mudge, Nettleship, Garrod, Bean, Grover, and Hurst.)

The above list will serve, better than any words of mine, to illustrate the great and growing importance of Mendel's discovery, and will give the general reader some idea of the remarkable developments that have taken place during the last few years in the application of Mendelism to plants, animals, and man. Thanks largely to the labours of Bateson and his co-workers, a new science — the science of Genetics — has been built up on a Mendelian basis. This science, with its modern methods of factorial analysis, and pure-line breeding, promises to provide solutions to many problems of heredity and variation, hitherto obscure.

Notwithstanding the short time that has elapsed since Mendel's memoir was discovered, the influence of Mendelism is already being felt, not only in the academic world of Biology, but also in the practical Arts and Industries related thereto.

In the ancient arts of Agriculture and Horticulture, for instance, new races and strains innumerable are being built up and isolated by the aid of the Mendelian principles, and it is impossible to estimate the vast economic results that may result therefrom.

In the old science of Medicine and the new science of Eugenics, the Mendelian principles have already, in certain cases, shed a clear light where before was utter darkness.

In the systematic sciences of Botany, Entomology, Ornithology, and Zoology, systematists are already beginning to utilise the Mendelian principles to assist them in the determination of their species and varieties.

The influence of Mendelism in modifying the Darwinian conceptions of Evolution, is already considerable, and the reflex of this influence must, sooner or later, be felt in the more remote regions of Philosophy.

L'Hérédité chez les Souris

par **L. Cuénot**

professeur à la Faculté des Sciences de l'Université de Nancy.

Dans une série de recherches expérimentales qui ont commencé il y a une douzaine d'années, j'ai étudié l'hérédité de divers caractères de la Souris (Mus musculus L.), en particulier la couleur du pelage et le mode de locomotion (valse); j'ai été amené à la conception suivante, qui est du reste en parfait accord avec les résultats obtenus par d'autres biologistes, dont les travaux ont porté sur divers Mammifères, l'Axolotl, les Insectes les Helix et les plantes:

Les couleurs qui s'expriment dans le pelage et les yeux d'une Souris développée, ainsi que le mode de locomotion, sont en rapport avec des corps ou substances hypothétiques, renfermées dans l' oeuf fécondé d'où provient la Souris; ces facteurs de la couleur et de la locomotion, qu'on appelle aussi déterminants, caractères-unités ou gènes, sont susceptibles de variation indépendante; et ce n'est du reste que parce qu'ils peuvent varier séparément que l'on a pu les mettre en évidence et les compter; ce sont les seuls que nous connaissions et puissions connaître. S'il y en a d'autres, ce qui est possible, qui sont toujours restés invariables dans toutes les races possibles, il est évident que nous n'avons aucun moyen de nous rendre compte de leur existence; ils constituent un fonds commun sans intérêt au point de vue de l'évolution de l'espèce.

On connaît actuellement chez les Souris 7 catégories de déterminants, dont 6 sont en rapport avec la couleur du pelage et des yeux et 1 avec le mode de locomotion; le déterminant ancestral de chaque catégorie a présenté au cours des âges des changements ou mutations, mot qui désigne à la fois le changement de nature chimique (?) du déterminant, et l'effet visible que produit cette modification chez l'animal développé. Pour s'y reconnaître, j'ai proposé de désigner les déterminants ancestraux

et leurs mutations par des lettres conventionnelles, plus ou moins significatives; dans un travail qui paraîtra prochainement dans les Archives de Zoologie expérimentale ([5], 1911, Notes et Revue), j'ai donné l'explication détaillée de ces lettres et des synonymes employés par divers auteurs qui se sont également occupés des Souris (miss Durham, Castle et Little, Plate, Haecker); je me permets d'y renvoyer le lecteur et me borne à reproduire ici la liste par catégories:

1	2	3	4	5	6	7
C	J	F	M	I	P	R
A	G'	D	E	d	U	W
	G				p	
	N					

La Souris grise sauvage, ancêtre probable, est caractérisée par les déterminants CGFMIUR; si l'un quelconque de ces déterminants est remplacé par sa mutation, les autres restant tels, on obtient une autre sorte de Souris, un autre génotype, comme dit Johannsen. On peut donc établir sur le papier un nombre considérable de combinaisons ou formules héréditaires, à la condition expresse que chaque formule contienne un déterminant, peu importe lequel, des 7 catégories connues; il est surabondamment prouvé qu'avec de la patience et du temps, on peut réaliser un génotype de Souris ayant exactement la formule désirée. Il est facile de calculer qu'il y a 384 combinaisons différentes ou génotypes de Souris, ayant chacune sa formule héréditaire propre.

Mais il s'en faut de beaucoup qu'il existe autant de races reconnaissables; il y a de nombreuses combinaisons qui aboutissent au même résultat visible, qui donnent le même phénotype, suivant le mot de Johannsen: ainsi les 96 formules de non valseurs qui renferment A en 1re catégorie, à la place de C, donnent toutes, invariablement, une Souris albinos à yeux rouges, quels que soient les autres déterminants de la coloration; on ne peut distinguer les uns des autres ces 96 albinos que par des croisements appropriés qui mettent en lumière les autres déterminants différentiels.

Naturellement, on a étudié tout d'abord chez les Souris les déterminants en relation avec des caractères visibles extérieurement, faciles à définir, comme la couleur et le mode de locomotion; mais il est bien entendu, et c'est en cela que la conception moderne du déterminant diffère profondément de la conception Weissmannienne, que chacun des facteurs cités dans la table ci-dessus exerce son influence, non seulement sur le caractère visible qui en permet l'étude, mais aussi sur bien d'autres parties de l'organisme, qui présentent des changements moins faciles à reconnaître et à mesurer. Ainsi les Souris à déterminant J (2me catégorie), non seulement ont un pelage jaune, mais ont aussi une tendance marquée à devenir très grasses, et sont de médiocres reproductrices; les Souris à déterminant W (7me catégorie), les valseuses bien connues, incapables de marcher en droite ligne, ce qui correspond à d'importantes modifications de tout l' appareil nervo-musculaire présidant à la marche, ont de plus une santé très délicate et présentent dans le jeune âge une mortalité considérable. Si nous avions des moyens d'investigation, nous constaterions probablement que tel déterminant, connu parce qu'il modifie visiblement la couleur du pelage, exerce aussi son influence sur le rein, le tube digestif, le cerveau, etc.

Enfin, il est démontré que tous les déterminants connus jusqu'ici et mentionnés plus haut sont des déterminants m e n d é l i e n s, c'est à dire qu'ils présentent le phénomène de la dominance lors des croisements, et celui de la disjonction dans les gamètes des hybrides. Dans le tableau ci-dessus, les déterminants sont précisément rangés dans l'ordre de leur dominance, chaque lettre dominant celle de la même catégorie qui est placée en dessous d' elle: ainsi le génotype CJFMIPR (phénotype jaune, non valseur) ne renferme que des déterminants dominants, et le génotype ANDEdpW (valseur albinos) ne renferme que des déterminants dominés. Il est certain que si l'on croisait ensemble ces deux génotypes, on obtiendrait l'hybride hétérozygote $\frac{CJFMIPR}{ANDEdpW}$, absolument identique comme caractères au parent jaune, et que les produits de 2me génération, fournis par le croisement de deux de ces hétérozygotes, ne comprendraient pas moins de 128 génotypes différents, que l'on obtiendrait si l'on avait la patience et la possibilité d'attendre la complète réalisation de toutes les probabilités.

Il est extrêmement intéressant de constater que chez les Souris, les 7 déterminants ancestraux et leurs 10 mutations bien étudiés jusqu' à ce jour, suivent rigoureusement les règles de Mendel; cela permet de présumer, mais seulement de présumer, que les déterminants encore inconnus que l'on pourra découvrir dans la suite, se comporteront de même.

L' hérédité des caractères couleur et valse étant étudiée au moins dans les grandes lignes, il faut maintenant s'adresser à d'autres caractères moins répandus et aussi moins commodes pour l' expérimentateur. On ne peut guère songer aux Souris sans poils, dites rhinocéros, dont Gaskoin (1856) et Allen (1904) [1]) ont eu des exemplaires entre les mains; ce sont, semble-t-il, des raretés, et on sait à peine que ce caractère est héréditaire.

On est un peu mieux renseigné, mais encore incomplétement, sur la Schwanzknick-Blastovariation, qui a apparu dans un élevage de Plate [2]); cette mutation consiste en une anomalie de la queue, qui présente un, deux ou trois coudes plus ou moins accentués, tantôt à la base, tantôt au milieu ou vers l' extrémité; elle est certainement transmissible, mais non pas suivant la règle simple de Mendel; en effet, deux Souris présentant toutes deux la variation (désignée par le symbole S*k*) donnent une forte majorité de petits à queue coudée (9 sur 10); deux Souris, dont l'une est S*k* et l'autre normale, ont une progéniture mélangée où prédominent les queues droites, de même que deux parents normaux, mais provenant de familles qui possèdent en puissance cette variation. Le caractère queue coudée n'est donc pas en rapport avec une paire unique de déterminants mendéliens, et Plate conclut en disant «que la grande variabilité de la malformation permet de penser qu'elle est en rapport avec plusieurs unités héréditaires, qui, par une analyse plus rigoureuse, pourront peut être se ramener au schéma de Mendel». Il est extrêmement probable, bien que Plate fasse quelques réserves à ce sujet, que ce caractère de la queue coudée est parfaitement indépendant de la couleur du pelage.

---

[1]) Gaskoin, On a peculiar variety of Mus musculus (Proc. Zool. Soc. London, 1856, part 24, p. 38).

Allen (Gl. M.), The heredity of coat color in Mice (Proc. Amer. Acad. of Arts and Sciences, 40, 1904, 61 [in p. 67]).

[2]) Plate, Vererbungslehre und Deszendenztheorie (Festschrift R. Hertwig, 2, 1910, 537).

De mon côté, j'ai étudié avec M. Mercier [1]) une variation non plus morphologique, mais physiologique, la sensibilité ou la non-sensibilité à la greffe de tumeur B. La tumeur B est un carcinome constitué par des tubes épithéliaux, qui est entretenu à l' Institut Pasteur de Paris; c'est une tumeur à croissance rapide qui, trois semaines après la greffe, peut atteindre le volume d'une grosse noix, et, au bout de deux mois, est plus pesante que le reste de la Souris porte-greffe; celle-ci meurt épuisée par la croissance de sa tumeur, qui s' ulcère et ouvre sans doute la porte à des infections microbiennes.

Au moyen d'un trocart, on introduit sous la peau des flancs d'une Souris saine un fragment découpé dans la partie proliférante d'une tumeur B; de deux choses l'une, ou la greffe „ne prend pas", et alors elle se résorbe rapidement en une dizaine de jours au plus; ou bien la greffe prend, et dans ce cas elle grossit de telle façon que 10 jours après l' inoculation, on sent à la palpation que le fragment introduit a plus que doublé de volume; il augmente ensuite d'une façon continue.

On trouve quelquefois des cas intermédiaires entre la prise et la non-prise, mais ils sont assez rares pour qu'on puisse les négliger; parfois la poussée est excessivement lente et la tumeur greffée ne devient saillante qu'au bout de un et même deux mois; ou, au contraire, la greffe prend dans le temps normal et commence à grossir; puis son évolution s'arrête, et la tumeur peut ensuite se résorber lentement et disparaître; c'est en particulier ce qui se passe chez les femelles qui allaitent de nombreux petits, par suite, semble-t-il, d'une concurrence nutritive entre les glandes mammaires actives et la tumeur [2]). Mais à part ces exceptions,

---

[1]) Toutes les recherches sur les greffes de tumeur ont été effectuées en collaboration avec M. Mercier, chef des travaux de Zoologie à la Faculté des Sciences de Nancy. Elles ont été résumées dans un certain nombre de notes:

1° Etudes sur le cancer des souris. Y a-t-il un rapport entre les différentes mutations connues chez les souris et la réceptivité à la greffe? Comptes rendus Acad. Sc. Paris, 147, 1908, 1003).

2° Etudes sur le cancer des souris. L'hérédité de la sensibilité à la greffe cancéreuse (même recueil, 150, 1910, 1443).

3° L'hérédité de la sensibilité à la greffe cancéreuse chez les Souris. Résultats confirmatifs (Comptes rendus Soc. Biol., 69, 1910, 645).

[2]) Cuénot et Mercier. Etudes sur le cancer des souris. Relations entre la greffe de tumeur, la gestation et la lactation (Comptes rendus Acad. Sc. Paris, 149, 1909, 1012).

rares je le répète, le caractère physiologique est bien tranché, et on peut distinguer facilement la Souris réfractaire de la Souris sensible, pourvu que l'on inocule des individus jeunes et bien portants.

Faisons remarquer tout d'abord que, contrairement à ce que l'on a cru pendant longtemps, ce caractère physiologique est tout à fait indépendant des déterminants connus de la couleur et de la locomotion. Une tumeur provenant d'une Souris albinos peut être inoculée avec succès à n' importe quel génotype coloré, race grise, noire, jaune, brune, cinnamon-agouti, races à yeux rouges (fauve, gris perle, café au lait, jaune), races panachées, valseurs, etc. Le caractère est également indépendant du sexe.

Une expérience préliminaire prouve que le caractère physiologique est transmissible: dans un élevage banal, on isole un certain nombre de couples de Souris réfractaires à la greffe et un certain nombre de couples de Souris sensibles (pour reconnaître ces dernières, on les inocule, on constate la poussée de la tumeur, puis on les opère). Les couples de Souris réfractaires donnent 231 petits, dont 60 prennent la greffe, soit 25, 9 pour 100; les couples de Souris sensibles donnent 119 petits, dont 61 prennent la greffe, soit 51, 9 pour 100.

Cette différence du simple au double dans le pourcentage prouve que les caractères symétriques de prise et de non-prise sont transmissibles, mais il reste à découvrir la loi.

Il est tout à fait évident que ces caractères ne sont pas en rapport avec une paire unique de déterminants mendéliens; en effet, s'il en était ainsi, le déterminant de la prise serait ou dominant ou dominé par le déterminant de la non-prise; dans le premier cas, deux Souris réfractaires (donc à gène dominé) devraient donner une descendance homozygote indéfiniment réfractaire; dans le second cas, deux Souris sensibles devraient donner une descendance homozygote dont tous les membres seraient sensibles. Or nous avons vu qu'il n'en est pas ainsi; donc la loi est plus compliquée.

Nous avons alors séparé un très grand nombre de couples, constitués soit par deux Souris sensibles, soit par une Souris sensible et une réfractaire; nous avons déterminé pour chaque couple la proportion des prises, d'abord dans leur progéniture

immédiate, puis dans la descendance des frères et soeurs croisés ensemble et ainsi de suite, de façon à suivre des familles ou lignées dont le point de départ était connu.

Nous avons constaté alors les faits suivants: jamais nous n'avons obtenu de lignée dont les membres soient tous réfractaires ou tous sensibles, mais certaines familles donnent un haut pourcentage de prises, d'autres un très bas pourcentage, d'autres encore des chiffres intermédiaires, et ces propriétés se transmettent sans changements notables dans les produits de croisements intrafamiliaux; nous appellerons respectivement ces divers types de familles lignées riches, lignées pauvres et lignées moyennes. Nous avons négligé l' étude de ces dernières, plus difficile, puisqu'un résultat moyen peut aussi bien être dû au croisement de types extrêmes qu' à un état véritablement moyen des conjoints.

Les lignées riches comptent jusqu' à aujourd'hui 125 petits, qui ont donné 105 prises, soit 84 pour 100; à chaque génération et dans chaque portée la greffe compte en moyenne autant de succès. Les lignées pauvres comptent 114 petits qui ont donné seulement 19 prises, soit 16, 6 pour 100, ce taux se maintenant aussi à peu près constant dans chaque génération.

La propriété de donner une lignée pauvre ou riche est inhérente au patrimoine génotypique des parents, mais n'a aucun rapport avec leur réaction personnelle vis à vis de la greffe; ainsi des Souris réfractaires appartenant à une lignée riche ont une progéniture qui fournit le même pourcentage de succès que celle qui provient de deux Souris sensibles de la même lignée. De même pour les Souris de lignée pauvre. Exemples:

1° 26 Souris dont les parents de lignée riche étaient réfractaires ont fourni 25 succès.

2° Inversement 17 Souris dont les parents ont été pris parmi les rares sensibles d'une lignée pauvre ont donné seulement 2 prises.

Voilà les faits; ils ne sont pas précisément commodes à interpréter, d'autant plus qu'ils ne s' accordent guère avec ceux que publie Tyzzer [1]) dans une étude analogue à la nôtre. Tyzzer s'est

[1]) Tyzzer, A study of inheritance in Mice, with reference to their susceptibility to transplantable tumors (Journal of Medical Research, 21, 1909, 519).

servi d'un carcinome développé spontanément sur une Souris valseuse du Japon; or, les Souris valseuses d'Amérique sont constamment sensibles à la greffe, tandis que les Souris communes d'Amérique sont constamment réfractaires; les hybrides, non valseurs, provenant du croisement de valseuses et de communes, sont également tous sensibles, sauf de rares exceptions (Souris chétives?), ce qui semblerait indiquer que le ou les déterminants de la prise sont dominants sur ceux de la non-prise. Mais ce qui est tout à fait extraordinaire, c'est que les hybrides de 2me et de 3me génération, valseurs ou non, sont toujours immuns; il est incroyable que le caractère de la prise, qui a pu se transmettre à une génération, s'évanouisse totalement à la suivante. Mais revenons à notre sujet.

Notons tout d'abord que le cas des Souris sensibles ou non à la greffe de tumeur B n'est pas isolé; on connaît chez les plantes et chez les animaux plusieurs exemples de mutations morphologiques qui se comportent à peu près de même, par exemple les plantes tricotyles, syncotyles, à fleurs striées, à fleurs doubles, le trèfle à cinq feuilles, la bifurcation ou trifurcation de la nageoire caudale chez le Carassius auratus, etc.: ce sont les Halbrassen et les Mittelrassen de De Vries [1]), ce que j'ai appelé [2]) les mutations infixables.

On peut par tâtonnement isoler des couples qui donnent une haute proportion du caractère intéressant, par exemple jusqu'à 80 et 90 pour 100 de graines tricotyles, sans qu'il soit possible d'arriver à la race pure, ou inversement une très faible proportion, 2 pour 100 de tricotyles (expérience partant d'un pied de Polygonum convolvulus).

Nous nous abstiendrons, dans le cas particulier des Souris, d'émettre des hypothèses tendant à ramener les mutations infixables au type des mutations mendéliennes, parce que nous estimons qu' actuellement il n'y a pas assez de faits acquis pour discuter fructueusement. Nos expériences en cours nous montreront ce qu'il advient en croisant une lignée riche avec une lignée pauvre; si, en pratiquant une sélection continue parmi les rares sensibles d'une lignée pauvre, on n'arriverait pas à remonter le pourcentage, etc.

---

[1]) De Vries, Die Mutationstheorie, Leipzig, 1901.

[2]) Cuénot, La Genèse des espèces animales, Paris, Alcan. 1911.

Nous avons surtout cherché à montrer quel est l'état actuel de nos connaissances pour l'espèce Souris, qui constitue au point de vue de l'Hérédité un exemple classique; c'est en continuant une telle étude monographique qu'on pourra reconnaître si l'hérédité de tous les caractères peut se ramener au schéma découvert par le clair génie de Mendel, ou si, au contraire, il faut admettre à côté de ce schéma d'autres modes de transmission.

Nancy, 19 Juin 1911.

The interrelation of genetic and non-genetic factors in development

by **Arend L. Hagedoorn**, Ph. D.
Verrières le Buisson.

The work of Mendel has placed the study of development on a new and solid basis. From his work and that of his followers we havé at last learned to distinguish between the two kinds of factors in the development of the organisms, so that we may now study them separately, and find out what part each cathegory plays in ontogenetic development, and in how far each can have furnished the material for a phylogenetic development of the different types.

The object of this paper is to treat of the differences between the two sorts of factors in development, to point out their relation, and the possibilities in controlling this relation in some organisms for economic purposes. The lack of knowledge concerning the parts played by the genetic, transmitted factors on one hand, and the environment, the non-genetic factors on the other, in the development of the organisms, in pre-Mendelian times is very well illustrated by the opposition of the views of Oscar Hertwig and Weismann on the subject. Weismann, building forth on Darwin's conception of evolution as caused by selection on small differences, individual variation, has elaborated a vast complex of theories, concerning the constitution of the „germplasm", numerous living, protoplasmic particles of different sorts, each mysteriously calling forth one special organ or tissue. Parting from the altogether justified consideration that the effects of the environment on the individual are not transmitted, he has tried to ascribe the whole ontogenetic development to transmittable, genetic causes, neglecting the direct importance of the environment for this development. Oscar Hertwig on the other hand, realizing the enormous importance of all kinds of non-genetic factors for all the developmental processes, has gone

to the other extreme, holding that the characters of the organisms are exclusively the result of the reactions of a non-specialized germ on the different conditions it encounters during growth. Not all the biomechanists have gone to this extreme, which will have to be looked upon as a reaction after Weismann's self-satisfied and research-stifling revival of the ancient evolution idea. Roux notably has from the beginning distinguished between the typischen Determinationsfaktoren and Realisations- und Alterationsfaktoren in ontogenetic development, he being the first to show by undisputable experiment that such a distinction was called for.

De Vries's modification of the Darwin-Weismann conceptions of inheritable determinants had still the drawback of assuming that the characters of an organism depend immediately from determining particles, and the fact that from the rediscovery of Mendel's work this conception of de Vries has been grafted upon Mendelism has undoubtedly done much to discredit it in the eyes of many biologists. It is only after it had been clearly shown by the work of Bateson, Miss Durham and Cuénot, that hereditary characters were not called forth each by a corresponding genetic factor, but that factors could, under circumstances, be present in the germ without their presence making itself felt, that it was possible clearly to distinguish between genetic, transmitted factors, and the characters to the differentiating of which they contribute.

I think the fact that these two things, the characters of the individuals, and the genetic factors transmitted through the gametes, have been mixed up by several authors, has given rise to much critisism of Mendelism by conservative thinkers, whose attitude would not have been hostile, had it only always been clear that we are studying the behaviour of one special group of factors in the development of the organisms, and that the generalizations, the laws of segregation and independance of these factors only indirectly concern the inheritance of characters.

Such terms as dominance, latency, etc. which have been invented to express the behaviour of the (abstract) qualities of organisms in hybrid families, must always rigorously been reserved for this use, and it must not be forgotten, that all the evidence points to it, that a gamete can only be in one of two possible conditions in respect to any genetic factor, it can either contain

it or else lack it. This is the very limit of simplicity, and it requires no special study to see that there is no corresponding simplicity in the relation between a parent's final qualities and those of its offspring. William Ritter has emphasized the importance of studying things as they are in biology, and not as they might be, or ought to be on some or other theory. I fully agree with this view, but I think we need never give up trying to analyze complex processes like development into the different fundamental factors which give this whole, simply besause neither of these composing single things is by itself able to force its simplicity upon the final result.

In the study of development and evolution, Mendelism now takes a definite and extremely usefull place.

Systematicians can be said to study the differences and analogies between groups of organisms, each group homogeneous for at least a great number of genetic factors, the Biometricians are by statistical methods studying the average effects of variation of both genetic and non-genetic factors in their combined result on the variation of the individuals within these groups.

The biomechanists concern themselves with the interrelation and coöperation of genetic and non-genetic factors in the development of the organisms; experimental zoology and botany on one hand, and Mendelism on the other, may be conceived as two special divisions of the study of biomechanism, experimental zoology and botany being chiefly study of the non-genetic factors in the development, and of environment on function, Mendelism being germinal analysis, the study of the genetic factors in the development of the organisms.

This we must always bear in mind, that we are studying the genetic factors, their effect upon development, their nature, the way in which they are transmitted, the possibility of their being influenced, their relations toward one another, and that as yet in this study we have not laid our hand on any of these things, so that we must contend ourselves to notice the difference it makes to a developing germ whether any one of them is present or not. Thus, what we are actually regarding are differences between individuals, and we are trying to find out, by carefully planned breeding-experiments in how far these differences are due to the presence or absence of each genetic factor. We have abundant evidence that these genetic factors only act by influen-

cing the development, often a very definite stage in it. Whenever this stage is not reached, for any reason, the factor can not have any influence, but that in such a case it is transmitted just the same can be seen from the fact that the individual's gametes contain it, so that, if the zygote, to which they contribute is such, or develops under such conditions, that the necessary developmental stage is reached, the factor once more asserts itself.

Among both cathegories of factors in the development, on one hand the material, selfmultiplying, more concrete things which are the genetic factors, on the other hand the non-genetic factors, conditions, interrelations, more abstract things, there are some which are absolutely indispensable. So are for example the presence of water, a constant atmospheric pressure, non-genetic factors which are indispensable. In the case of these non-genetic factors we can study each one of them by modifying it at will, or by creating factors antagonistic to the one we want to study.

In our study of the genetic factors, we meet an enormous limitation. We can not as yet take at will any given factor from a germ. We therefore simply must limit our study to those cases where a genetic factor has already been lost in at least one individual. And this is not all, the only way to be sure that the individual we observe has lost only one genetic factor, is to mate it with another which still has it, and observe the second generation from this mating. And this means, that in the case we are dealing with a genetic factor, which is indispensable for even a partial fertility of the individual to the development of which it normally would contribute, our analysis becomes very difficult and generally impossible.

There are only a few cases in which the analysis can still be made. For instance, if we find that one animal, if mated to some others produces nothing but normal offspring, but if mated to another gives one fourth the number of its offspring with a certain defect or infertile (goats), we can with some certainty say that here the difference between normal and abnormal, fertile and infertile is caused by presence or absence of one genetic factor.

This limitation of the field of study has given rise to the remarkable objection to Mendelism one hears rather often in France, namely that we are studying the inheritance of all kinds

of unimportant unit-characters, whereas the true and most important unit in inheritance is the egg itself, reproducing the individual with all these qualities.

This of course is nothing but a play of words, and if it means anything at all, it means that the use of the word character in this connection is too little exact. If, instead of concerning us in the first place with the characters we give our attention to all the different factors, which ultimately in their cooperation will make the individual with all its characters as we know it, we see that we can do without a number of technical niceties which are not only superfluous but in many cases positively harmfull where they detract from the obvious simplicity of the whole thing. It is rather curious that the only thing which is not simple in Mendelism is its terminology.

The litterature of the subject fairly bristles with new names for all kinds of characters, and all sorts of hybrids and inheritances. I believe this is a serious error. There seems to be no reason why experiment should not enrich Biology by at least three new terms, as cumbersome as the phenomena they stand for are simple. Especially are these terms superfluous where the phenomena are perfectly well understood, and can easily be circumscribed in terms like: distribution of genetic factors over the gametes produced by a heterozygote, absence of one causing inactivity of others and action of non-genetic factors.

If, for instance, two individuals are crossed and the hybrid has a quality which neither parent-form had, we may call this combination of factors, and it is a secondary point what these factors have done in the parents. I thing it absolutely superfluous, not to call it by another name, to say that some „character“ of the hybrid was „latent“ in one of the parents.

If in a bakery one evening there will be all the factors for producing bread, such material things as flour and salt and yeast and such factors as the ovenheat and the skill of the baker and his assistants, but that one single factor, water, fails, there will be no bread produced in that bakery during that night. Would it help anyone to understand the situation, if, instead of simply stating that water was not to be had, we said that bread was there all the time, only in latent condition?

It is not even feasible to devide the cases of „latency“ into such where one factor would produce a character but is absent,

such where two are necessary but where either is absent and so on, because any one quality of an organism is only reached by development under the influence of a great number of factors. And among these factors it can hardly be said that some are more important than others. In the case of our bakery, it is just as important that water or yeast are to be had as that the baker is sober or the oven heated.

It is very well possible to study the genetic and the non-genetic factors in heredity separately as such, but whenever we want to study the qualities of an organism, we must take both kinds into account.

It has long been a question whether a good distinction was possible between these two kinds of factors, a question to which Mendelism has undoubtedly given a positive answer. We now know that genetic factors can only be either present or absent, non-genetic ones may each vary in intensity. As selection in a group, whose members exhibit a continuous variability for any quality has repeatedly been shown to shift the mean of the variation-curve in the desired direction, it is clear that either continuous variation can depend upon genotypic differences within the group, or else, that, if this variation should depend solely on a variation of intensity of the non-genetic factors influencing the quality, that these non-genetic factors must have transmittable influence.

By the experiments of Johannsen and Nilsson-Ehle, it has been conclusively shown, that continuous variation may depend on genotypic differences between the members of the population, and that in a group of organisms with identical genetic factors, the modifications by the non-genetic factors are not transmitted. Johannsen's well-known experiments with beans have shown that selection within a biotype has absolutely no effect. The author recently concluded a series of selection-experiments with dandelion, which fully corroborated Johannsen's work. The experiments of Nilsson-Ehle on the colour of wheat-grains, have conclusively shown that several different genetic factors can contribute to the development of the members of one biotype, which all of them tend to influence this development in the same direction. In the work with the colours of mice, and above all with cavies, evidence has been found for the same fact. (Miss Sollas). A population of which the members differ in respect to the possession or non-possession of one or more of

these genetic factors presents a continuous variation between light and dark colour. But nevertheless by germinal analysis it can be shown that it are not the genetic factors themselves which vary in intensity, only the qualities produced by their cooperation with the other factors. This explanation of the effect of selection on a population, would seem to make it unnecessary to assume that ever the effects of the non-genetic factors would become hereditary, and the question naturally poses itself: Could, under circumstances selection or any other non-genetic influence change the constitution of the germ?

The experiments of Castle on the amount of black in the coat of hooded rats have been interpreted by their author to show that selection on continuous variation within a strain can shift the mean of the variation-curve. I am repeating these experiments, and as I have only bred some few hundreds I am not yet prepared to state how many genetic factors can constitute the difference between a dark rat and a light one. But I find, that selection has effect only in so far as one chooses between individuals differing in genetic constitution, but is without effect when the choice is made between individuals with the same genetic factors, but differing through the effect of non-genetic ones.

How should we have to picture a possible inheritance of modifications? Theoretically spoken, it is impossible to conceive of such an influence of a non-genetic factor on an organism, that one or more of the genetic factors going into its gametes are so changed as to produce in the offspring a change in the same direction as that produced in the parent by the non-genetic factor in question.

Thus, life in a warm environment affects the taillength of developing mice. The experiments of Przibram have shown that the tail gets longer if the animals are subjected to the changed environment from birth upwards, also, that the taillength is similarly affected by the same influences if the individuals are subjected to them from the moment of fertilization until the moment of birth. And if an individual grows in this medium before as well as after birth, the tail gets correspondingly longer. It might be conceived that sometimes this influence of the environment on the taillength would be accompanied by one on the gonads, so that e. g. a genetic factor, normally present, would get lost. We have reason to assume that sometimes such

an effect of non-genetic factors is possible because of the experiments of Tower. But in such a case it is very improbable that the falling-out of a genetic factor should produce an effect on the taillength rather than on the colour or on the form of the animal's humerus or anything else.

It is very far from probable that the mice, whose taillength is modified by Przibram by subjecting them before or after birth to a different temperature, will produce offspring with longer tails than normal mice, on condition that these young will not themselves be either before or after birth subjected to the changed non-genetic factors for taillength. Hitherto the alleged cases of the inheritance of modifications are all based on a play of words, reckoning the new generation to begin at birth, instead of at the formation of the zygote, so that the effects of non-genetic factors on an unborn individual can be attributed to the modifications of its mother. A beautifull example of this is seen in the recent experiments of Kammerer. He found that a certain lizard, in a high temperature changed the white colour of its abdomen into red. He found that the young born from such a lizard had the colour of their mother. When this was red through high temperature, the young born were red, when the mother had lost its red colour after being brought back into a lower temperature, the young born were normal. He now found, that when he brought back the mother to a low temperature before the birth of the young, these young, when born sufficiently early after the change of temperature, were still red. He concludes from these facts that the effect of the temperature is transmitted. In a certain sense it is, for, as the young are inclosed in the body of the mother, they can only receive the additional heat through the intermediary of the tissues of the heated mother. Of course it is wordplay to call such a process by the name of heredity. One could as well say, that, as the offspring of heated lizards are born hot in a high temperature, this temperature was inherited. The fact that the young lizards, born after the mother has had time to cool off are born cold but still redbellied only shows that the red colour resulting from a hot environment persists longer than the body-temperature itself.

As to the development of each individual of a strain cooperate about the same set of non-genetic factors, and as the reaction of the development on these factors is always essentially

the same, it was easy to believe that in the course of time all these different things became part of the inherited set. But this is obviously an unnecessary assumption. If, to take an example, in an organism there exist organs, which are so constituted that, under the influence of a grouping of certain transmitted non-miscable substances, under the influence of gravitation, it reacts by taking a certain position in respect to the vertical, I for one do not see the necessity, even granted the possibility, of this effect of gravitation becoming hereditary. The earth is always under all these organisms to attract them.

If we find that two species of the genus Mus, one living in our parts, the other in the tropics, differ amongst other things in taillength, it might be said by a Neo-Lamarckist that here the effect of temperature at least had become hereditary. But after the experiments of Przibram we know that it is unnecessary to make this assumption, the constantly higher temperature in the tropics causing all the individuals of the species to have long tails. One could only compare the genetic factors in the taillength of these animals, by growing them for a generation in identical temperature.

The colours of butterflies are due to a number of factors, among others a certain temperature during the pupal stage. Only if parent and offspring be subjected to the same temperature are they identically coloured. Loeb has suggested that the differently coloured patches might have a different temperature-coefficient of development. In such a case, the effect of temperature does not become fixed, it is not fixable, and it would not be of any use for the organism if it were. Undoubtedly, such examples are very numerous. For instance in some birds, pigmentformation requires a certain minimum temperature, below which their feathers are produced pigmentless. Probably it can be said that the temperature-coefficient for the growth of their feathers is smaller than that for the formation of pigment. Such birds, like the ptarmigan, the razor-bill, the guillemot will be lighter-coloured in winter than in summer. In the reverse case, when the temperature coefficient of feathergrowth is greater than that for pigment-formation, the birds must be lighter in summer. Such is obviously the case with the snow-bunting, which is whiter in summer than in winter. In mammals we have some examples of the first sort like the stoat and the weasel, and some of the second sort,

like some bears and the chamois. Probably there are a great number of animals in which the difference between the temperature-coefficients of feather (hair) growth and that of pigment-formation would be considerable enough to cause such a seasonal dimorphism, if only they lived in a country where the temperature at the time of their springmoult differed sufficiently from that at the time of the autumnmoult. Further, it stands to reason that animals which only moult once a year can never show seasonal dimorphism from this cause. Such may be the case of the gyrfalcon, which is constantly light in northern countries, and coloured at other places.

In all organisms that have been studied in respect to both genetic and non-genetic factors in their development the interrelation of these two groups has been very obvious. In making the best possible economic use of an organism, it always pays to study this interrelation, and to find in how far it will be possible or profitable to change some or more of these factors.

There are always two ways of making the cultivation of an animal or plant pay better than it does, either one can change the set of genetic factors to suit the existing non-genetic ones, or else, one can change these latter to suit an existing biotype.

The study of the suitable non-genetic factors in the production of animals and plants is the subject of constant study at the agricultural and horticultural experimentstations. The manipulation of the genetic factors has until recently consisted entirely in a more or less conscious selection. The research-work with genetic factors of the last ten years has given us a basis upon which the experimental breeder can build forth, to improve the genetic constitution of the cultivated animals and plants. We can make the animal or plant to suit the conditions and methods of cultivation only in as far as we have the required genetic factors to combine or, if the elimination of some factor or factors is required, if we can find at least one individual devoid of them. In very many cases, as in agricultural plants where methods of cultivation can not vary very much, or where as in the case of climate, it is impossible to change one important non-genetic factor, we simple have to produce a biotype which will develop in a satisfactory way even with such non-genetic factors as we have. In other cases, it will be found impossible to change the genetic constitution of an organism. For instance

when only one biotype of any form is imported to a quite different country, where there are no other types to hand for crossing purposes. Such is the case with a great number of animals and plants from milder climates, which can be profitably cultivated even with us, but only on condition that they are given the necessary shelter, such as the tomato and poultry.

It has long been impossible to grow citrous trees anywhere but in a subtropical climate. By crossbreeding oranges and lemons with one of the hardy citruses, Dr. Swingle has of late years succeeded in producing hardy trees which can be profitably grown even in countries where winter brings a moderate amount of frost. This is an excellent demonstration of the relative cost of the two possible ways of bringing about the necessary balance between genetic and non-genetic factors, for even if the crossings and extensive sowings and judging have cost a good deal of money, if once the hardy type is produced all further expenditure ceases, whereas the only other way to grow oranges in countries where it freezes, ist to grow them under glass, a practice which would cost so much every year that it could not be thought of. This relative cost of the different factors is an important thing in agriculture. For instance, the average length of growing season required is about equal for maize and for tomatoes. Still, tomatoes can be profitably grown where maize is not, simply because the value of the crop is so high that it pays to grow the young tomatoplants under glass. This can be done equally well with maize, so that it is possible to get it to bear well in any climate, only, in relation to the value of the crop, this would be too expensive. As tomatoes are somewhat of a luxury and expensive, it has hitherto not been judged worth while to try to breed types which could do without artificial heat, or perhaps even the thing has to be stated the other way round, the price of the fruits being high because of the added cost of planting out.

Nearly in every case it will be found that it pays well to find or make a biotype which is as well adapted to the cheapest methods of cultivation as possible. And it will be seen that not those organisms find the most extensive cultivation which command the highest price per unit of area, but that the most extensively cultivated plants and animals are those which as the result of hybridization or spontaneously, exhibit the greatest genetic varia-

bility, in other words, amongst which there can, for a great number of genetic factors be found individuals or types having them and others without them.

Such is the case with maize, with the horse, wheat, dogs peas and swine, sheep and poultry. Let us examine wheat, wich is next to the dog perhaps the best example. Among the fourteenhundred pure types of wheat in the collection of the seed-firm Vilmorin-Andrieux, there are only a few more than a dozen which can be profitably grown around Paris. All the others have combinations of factors which make, that under the conditions under which wheat is grown here, they can not compete with the first dozen. But this does not mean that these few varieties of wheat are therefore the best generally. They are simply the most profitable here. The individual adaptation of all the other types and a little study as to some special conditions they may require, suffice to make it possible that they are all grown at Verrières. It would be possible among such a collection to find wheats, which there are only kept for curiositys sake, but which would be excellent in some other part of the world, with a longer or shorter season, with a greater or lesser rainfall, with an abnormally wet or very severe winter, or with an exceptionally hot summer. A combination of genetic factors which in France or in Sweden gives undesirable characters, may in Thibet or in New South Wales prove to be just the thing required. Thus may long glumes be looked upon as undesirable in countries where they have no use whatever, and only serve to heighten the chance to catch rust or smutspores, whereas in countries with an excessively hot summer like Thibet or Oklahoma long glumes may protect the young grains from the withering effect of hot winds. In countries with a rainfall limited to one season like California, it will be necessary to choose amongst rapidly-stocking summerwheats, which would in Western Europe be unable to compete whith slow-growing winterwheats.

Sometimes there are very special conditions under which it would seem impossible to grow wheat, and it is something astonishing to see how some varieties can under them give a paying crop. Thus there exists a variety, „hâtif de la Saone“ which can be grown on land standing under water for weeks at the time. This is again a good instance of the relative cost of the manipulating of the genetic constitution, and the mani-

pulating of the environment to suit a given type. With this wheat, or with some other type into which its peculiarity is brought by cross-breeding, wheatcultivation becomes possible on many a rich bottomland, now given over to pastures or to maize, where, to grow the ordinary types of wheat, it would be necessary to keep the land from flooding by expensive works.

One of the reasons why the importation of wheatvarieties from other countries nearly always means disappointment, lies, I think, in the fact that always „good“ varieties are tried. And if a variety has the name of being excellent anywhere, this necessarily means that it is by its genetic constitution especially well adapted to local conditions and uses and local tastes. Thus lately therehave in England and in Holland been tried several varieties of excellent Australian wheat. Without exception these wheats have proven valueless, because of the high susceptibility to rust, among other things. Similarly, several strains of wheat produced by the Svalof experiment station in Sweden have been tested in Holland.

It seems that in Sweden a better price is paid for coloured than for white grain. The varieties tested in Holland had all coloured grain.

But there, white grain commands a better price, so that, to begin with, the very colour which was an advantage in Sweden proved a fault in Holland.

The experiments with Swedish wheats were rather failures, probably also, because they could not compete in Holland with varieties which would not even survive the Swedish climate.

It has been often proclaimed that every country should produce its own variety of wheat or other agricultural plants, but this is obviously not true. The necessary combination of genetic factors can be made anywhere, but the choice between the types should be made on the spot, testing each form under the most economic conditions in comparison whit the best others. The fact that those wheats at Svalof are excellent in Sweden stands in no relation to their production in Svalof. Probably the first valuable wheats there were not made in Sweden at all, but imported amongst others from France, England or Germany. But they are good, because of the fact that they have been chosen in Sweden by Swedish experts from amongst the mixture in which they found themselves. In latter

years, Dr. Nilsson-Ehle produces for the station of Svalov new combinations of genetic factors, by crossing-experiments with a definite aim, which obviously is a much more certain way than the happy-go-lucky selections from mixtures of Svalof's earlier days.

But it is well to remember that Dr. Nilsson-Ehle could do his excellent work as well in Madeira or in California as in Svalof, and with quite the same results for his countri, if only he sent his seeds there to be tested by his agricultural experts. For any country, wishing to produce varieties more suitable to different conditions in its diverse parts, it is quite possible, as well as most economical, to have one single easily accessable station at which an experimental breeder can make a great collection of diverse varieties, and produce new ones for the agricultural experts at the different local experiment-stations to try and compare.

I would especially emphasize the need of having a great collection of types, imported from other countries, quite independently from their greater or lesser importance in their own country. I am quite certain that in trying only „good" imported varieties, one considerably limits one's chances to find a suitable one for one's own, probably somewhat different conditions. It is obvious that, whenever a choice is made between a great number of different biotypes, a great number of them are rejected, which would be found excellent if only the exact locality for which they would fit could be ascertained.

The requirements of a variety of wheat are extraordinarily different for different localities. In one place the straw has nearly the same value as the grain, and a wheat is required, which will respond to a dose of artificial fertilizer by a heavy yield of good straw, at another place the straw has no value whatever, and the same wheat might be far from profitable in favorable years. In some localities even the wheat with the weakest straw does not lodge and there a variety may be excellent which at other places would be hopelessly ruined by heavy rains.

In arid and semi-arid regions everything depends upon the price of the water available for irrigation. Whereever water can be had in sufficient quantity, and is not too expensive, it will be found, that a rather longlived wheat, capable of producing a good yield when irrigated will be required. Where water is

expensive and only one soaking can be given, a rapid-stooling, shorter-lived wheat will probably be best and will profit most. In semi-arid, dry farming regions, everything depends upon the drought-resistance of the variety. In choosing a suitable wheat for such and for irrigated regions the utmost care will have to be exercised to get one that exactly fits the conditions, for here every dollar spent in making or finding the very best type, will be many times repaid, each season, by greater yield or lesser waterdues. In extending the wheatbelt northwards, it is again not one ideal variety which is required. In some places the winter is extremely rigorous but not too long, at other places the summerseason is very short of duration. In the first spot, a summer-wheat will probably be most profitable, whereas in such places where the growingseason is too short, a winterwheat will be required.

The different wheats found wild by Aaronson in Palestine might prove usefull in dry countries, if only as carriers of usefull genetic factors, or the reverse, serving to get rid of some factors absent from them.

The work of producing suitable varieties of wheat and other plants for different regions of one country is not the work for one man. It is impossible to ask the experimental breeder to do the work of testing the different types he has produced or collected. This is the work of the agriculturist, the wheat-expert or the farmer. One man could do all the scientific work for one country, if only the practical men will cooperate, by stating their needs and testing his types in comparison. In this a connection between a single central experiment-station under an experimental biologist and the different agricultural experimentstations will be most usefull. It has been sufficiently demonstrated at Svalof, that there are no short cuts to the recognition of a useful variety as such, that the only way to see whether a given type has practical value is to grow it under field-conditions in comparison with established types.

It has been beleived here and there that one could recognize the valuable types by a botanical study, important qualities being correlated to anatomical differences, and I believe much valuable time has been formerly lost at Svalof by this kind of work. With the exception of Blaringhem in his work with barley, I think all experimenters with agricultural plants have

given up the correlation-idea. I do not think it will have to be the work of the experimental biologist to pass judgement upon the merits of a given type, his work is the study of the genetic factors, leaving the practical men to judge his combinations.

The work of manipulating the genetic factors of the agricultural plants of all the different parts of one country can easily be centralized, and done for a sum of money, insignificant in comparison to the benefit the population in general would ultimately derive from it, and undoubtedly most governments will realize this importance and follow the example given by the government of the United States. But for obvious reasons it is impossible to do the necessary work with animals at one station. The only way to have this work done is to leave it to the practical breeder, under supervision and advise of the experimental biologist. It is not to be desired that the advise of this man will take the form of showing the ideal towards which must be bred, for, more often than not, in the case of animals, the difficulty is not to produce a not yet existing combination of genetic factors, but rather to produce a homogeneous type, a strain homozygous for all the desired genetic factors.

The practical men know very well what they want, and it remains for the experimental biologist to show them how they can attain the goal they have set themselves. Often also, it will be necessary for him, to devise experiments to find out, in how far the desired effect depends upon a certain combination of genetic factors, and in how far upon non-genetic factors, which might be easy of control. Such experiments with animals can be centralized in a certain way, by having the experiment-records kept at the central experiment-station. In work with animals everything has yet to be done from the bottom upwards. The existing system of breeding animals, and above all of registering them has resulted in a great many cases in a population in which a minority have the desired genetic constitution, the rest, though nearly all bred from individuals, coming up to this standard, being below it. In the first place it will in such cases have to be ascertained in how far the desired result depends upon genetic factors. It will be found that in most cases, such qualities as appear difficult to fix are such which need for their formation the cooperation of a genetic factor, for which most of the individuals are heterozygous. It will have to be taught the practical breeders

that their only chance of making a breed pure for any character, is to have a study made of the genetic factors, necessary for this character, and by breeding from homozygotes only. It is after some study comparatively easy to find the necessary individuals which can be used for testing the stock. It will have to become understood by breeders, that in judging an animal for stock-purposes, they must not in the first place ask for the qualities of its parents, but rather inquire after the quality of all of its children from animals of different quality. As in the studbooks the inferior individuals are for different reasons not inscribed, they give an utterly false idea of the history of the variety, and they have hardly any value, even for the study of less important genetic factors. But as in animals it is practically never required to produce a new biotype, a general understanding of Mendelism, and the use of testmatings can be of enormous benefit. It will have to be the aim of biologists to devise systems of breeding, which can be followed by the practical men „by rule of thumb“ as the present systems are now, if they will produce a lasting effect on the amelioration of the breeds.

Whereas the work of manipulating the genetic factors of plants can be done for the whole country at one central station, the practical men getting their pure seeds directly from the station or indirectly through the seed-growers, and a more general knowledge of the principles is relatively superfluous to them, in the breeding of animals, nearly everybody using them must necessarily breed them. If therefore, in the case of plants, it will suffice for any country, if one or two men, well versed in this work, will apply themselves to it, it is of the utmost importance that practical breeders of animals should be taught to understand how to choose what they want.

In man the relation of genetic and non-genetic factors is perhaps still less understood than in animals and plants. And here, as everywhere when positive knowledge is scarce, personal beliefs on the subject are all the more imposing. One man beliefs that to ameliorate mankind and social conditions, it will be necessary to prohibit by legislation some special types of marriages. This idea goes with the other, that conditions outside the germ have only an unsignificant influence on the making of a man's character. Thus have we lately heard a curious tale of an experiment, in which a large number of boys and girls from criminal

or otherwisely undesirable parents were herded together on an island inhabited by a pious, but somewhat slow population of fisherman's families. The anonymous author, who relates the story seems to confound schoolchildren with germs, and from the fact that these hordes of illguarded children remained as they were in their native slums, he concludes that the experiment shows that even an ideal environment can not affect a morally defective born child. Other people there are, who want to know nothing about inheritance, and who believe that the non-genetic factors count for so much that a permanent amelioration of the environment is all that in the future will be found necessary. Personally I am not much more inclined one way or the other. The subject is essentially one of study rather than of opinion. I fear that the greatest danger which threatens a sane and sober study of eugenics will be that enterprising politicians will accentuate the difference between the two opinions as to the course to follow, and will ruin the prospect of the necessary public endowment of the study by taking either the „breeding-principle" or the „amelioration-of-environment-principle" as planks in their political platforms.

Die somatogene Vererbung im Lichte der Bastard- und Variationsforschung.

Von **Richard Semon.**

Wenn man das Tatsachenmaterial überblickt, welches uns heute zur Beurteilung der Frage nach dem Vorkommen einer somatogenen Vererbung zu Gebote steht, so könnte man bei oberflächlicher Betrachtung zu dem Ergebnis gelangen, daß es schwer vereinbare, ja unlösliche Widersprüche in sich berge. Auf der einen Seite liegt eine große Anzahl von zuverlässig festgestellten, zum Teil experimentell begründeten Tatsachen vor, welche eine solche Vererbung mit der größten Deutlichkeit erweisen. Ich habe dieselben kürzlich in einem zusammenfassenden Aufsatz wiedergegeben [1]) und werde in einer im nächsten Jahre selbständig erscheinenden Neubearbeitung desselben in einem besonderen Abschnitt die gegen die Beweiskraft dieses Materials vorgebrachten Einwände einer näheren Prüfung unterziehen und zeigen, daß viele dieser Beweisstücke vollkommen „einwandfrei" sind. Hierauf gehe ich an dieser Stelle nicht ein.

Auf der anderen Seite gibt es eine Reihe von ebenfalls zuverlässig begründeten Tatsachen, die man bei oberflächlicher Betrachtung versucht sein könnte in negativem Sinne zu verwerten. Ich habe einen Teil derselben im zweiten und dritten Abschnitt der zitierten Arbeit behandelt und glaube gezeigt zu haben, daß die durch sie bedingten Widersprüche nur scheinbare sind. Auf einige besonders geartete Schwierigkeiten bin ich aber dort nicht eingegangen, weil es mir der für jene Zusammenfassung zur Verfügung stehende Raum nicht erlaubte. Diese Lücke fülle ich jetzt hier umso lieber aus, als es gerade gewisse Feststellungen der modernen Bastard- und Variationsforschung sind, die zunächst in Widerspruch zu stehen scheinen mit der Antwort, die die direkt zur Lösung unserer Frage angestellten Experimente erteilen.

[1]) R. Semon. Der Stand der Frage nach der Vererbung erworbener Eigenschaften. Fortschritte der naturwissenschaftlichen Forschung, 2. Band, 1911.

Ich möchte die erste der hier sich bemerkbar machenden Schwierigkeiten, die unausgesprochen, wie es scheint, einen starken Einfluß ausübt auf Viele derjenigen, die sich aktiv an der Bastardforschung beteiligen, mit den Worten Kammerers wiedergeben, eines Forschers, der sich für sein Teil in seinen eigenen Arbeiten durch diese Schwierigkeit nicht hat beirren lassen, ihr aber in seinem Beitrag zum vorliegenden Mendel-Festband [1]) folgenden treffenden Ausdruck gegeben hat: „Ist das ‚Soma' — trotz des zu Recht Bestehens der Mendelschen Gesetze — fähig, auf das ‚Keimplasma' formative Einflüsse zu nehmen oder nicht? Das zahlenmäßige Verhalten allelomorpher Merkmale bei der Bastardierung verneint diese Frage. Denn wenn die Keimzellen regelmäßig durch Reizleitung vom Soma her beeinflußt würden, so dürfte es nicht nur einzelne ausnahmsweise Fälle einer solchen (auch hier, wie wir sahen, anfechtbaren) Beeinflussung geben, sondern es müßte in der großen Mehrzahl der Fälle zutreffen. Nun trifft aber gerade das Gegenteil zu: Schwarze und weiße Eltern geben lauter schwarze oder graue oder schwarz-weißgefleckte Kinder, ein Paar der letzteren ergibt ¹/₄ ebenso schwarze bezw. ¹/₄ schwarze und ²/₄ ebenso graue oder gefleckte und ¹/₄ rein weiße, fortan rein weiterziehende Enkel! Das Weiß dieser letzteren war in den Körpern von schwarzer oder grauer oder scheckiger Färbung nicht zu beeinflußen gewesen!"

Denselben Gedanken drückt für einen Fall von Dominanz Przibram [2]) bei Erörterung dessen, was für und wider somatogene Vererbung spricht, folgendermassen aus: „Gegen somatogene Vererbung spricht: die Geburt reiner Rezessiven aus heterozygoten Müttern." Przibram gibt dann eine Hilfshypothese, um dieser Schwierigkeit zu begegnen. Ich glaubte aber zeigen zu können, daß überhaupt keine Schwierigkeit vorliegt.

Nur eine genauere Analyse der bei einer Bastardierung und ihren Folgeerscheinungen gegebenen Bedingungen kann uns hierüber aufklären, und zwar haben wir zu analysieren: 1. die reizphysiologischen Bedingungen einer eventuellen somatogenen Vererbung; 2. die Möglichkeit der Manifestation einer solchen Ver-

---

[1]) P. Kammerer, Mendelsche Regeln und Vererbung erworbener Eigenschaften. Verhandlungen d. naturforsch. Vereins zu Brünn, 49. Band, 1911.

[2]) H. Przibram, Experimentelle Zoologie, 3. Teil, Phylogenese inklusive Heredität. Leipzig und Wien, 1910, S. 242.

erbung bei Gelegenheit einer Bastardierung und darauf folgenden Spaltung.

Was die erste dieser beiden Fragen anlangt, so hat die gleich zu gebende Beantwortung allgemeine, nicht nur auf die Bastardierung beschränkte Geltung. Wir können sagen, daß somatogene Vererbung dann eintreten wird, wenn eine Induktion der mit dem Soma protoplasmatisch (also reizleitend) verbundenen Keimzellen durch im Soma ausgelöste Erregungen vollzogen wird. Erregungen des Soma nun können ausgelöst werden:

a) unmittelbar durch von außen auf das Soma wirkende physikalische oder chemische Reize (durch äußere Reize ausgelöste Induktion);

b) durch die mit der Funktion der Teile verbundenen Erregungsabläufe (funktionelle Induktion);

c) durch Erregungen, die bedingt sind durch das bloße Vorhandensein der Teile im Organismus im Sinne der „Positionsreize" der Entwicklungsphysiologen („Morphaesthesie" Nolls). Ich habe diese Erregungen, auf deren Vorhandensein wir vor allem aus den Tatsachen der Regulation und Regeneration schließen müssen, als morphogene Erregungen bezeichnet.[1]) Dementsprechend könnten wir von einer eventuell vorhandenen morphogenen Induktion sprechen.

Die Induktion durch äußere Reize ist diejenige, die offenbar am wirksamsten ist, und um die es sich bei den bisherigen positiven Ergebnissen der experimentellen Forschung über somatische Induktion vorwiegend gehandelt hat. Auf sie werden wir im zweiten Teil des vorliegenden Aufsatzes, wenn wir auf die Variationsforschung eingehen, zurückzukommen haben. Bei den durch die Bastardierung gesetzten Bedingungen, mit denen wir uns jetzt beschäftigen, kommt sie nicht in Betracht. Hier kann es sich nur um funktionelle oder um morphogene Induktion handeln.

Den Unterschied zwischen diesen beiden will ich an einem Beispiel auseinandersetzen. Gesetzt ein Tier besitzt im Vergleich zu einem anderen mächtig entwickelte Schweißdrüsen. Wenn dieses Tier sein Leben lang dauernd in sehr kühler Temperatur gehalten wird, so wird die funktionelle Inanspruchnahme dieser Drüsen eine, wenn überhaupt vorhandene, doch verschwindend kleine sein, und es werden demgemäß funktionelle Erregungen von diesen Organen auf die reizbare Substanz des übrigen

[1]) R. Semon, Die Mneme, 3. Aufl. Leipzig, 1911, S. 244.

Körpers einschließlich der mit diesen reizleitend verbundenen Keimzellen nicht in nennenswerter Weise ausgehen. Die Bedingungen für eine funktionelle Induktion fehlen demnach.

Dennoch haben wir selbst in diesem Falle nicht das Recht, die Möglichkeit für das Zustandekommen jeglicher Induktion zu leugnen. Denn die durch das bloße Vorhandensein der Drüsen im Körperganzen gesetzten Positionsreize, von deren Realität die Phänomene der Regulation und Regeneration Zeugniß geben, bedingen morphogene Erregungen und letztere ergeben wenigstens die Möglichkeit (nicht Wahrscheinlichkeit) einer über den Augenblick hinaus wirkenden Induktion, einer Engraphie, wie ich es genannt habe.

Es ist in hohem Grade wahrscheinlich, daß die funktionellen Erregungen eine sehr viel kräftigere Induktion auszuüben vermögen als die durch das bloße Vorhandensein eines Organes im Körperganzen bedingten morphogenen Erregungen. Dieser Schluß läßt sich außer anderem aus der Tatsache ziehen, daß Organe, die jegliche Funktion eingebüßt haben, in der Generationsreihe ausnahmslos der Rückbildung verfallen, wobei es allerdings, um einen merklichen Ausschlag zu erzielen, einer sehr langen Reihe von Generationen bedarf.

Hier sei noch eine Bemerkung eingeschaltet. Ich habe die morphogenen Erregungen als solche charakterisiert, die durch das bloße Vorhandensein eines bestimmten Teils im Körperganzen, durch Positionsreize und ähnliches, ausgelöst werden, wobei allerdings erste Voraussetzung ist, daß dieses Vorhandensein auf die reizbare Substanz überhaupt einen Einfluß auszuüben vermag, und nicht etwa der betreffende Teil keine reizleitende Verbindung mit ihr besitzt. Ist letzteres der Fall, wie z. B. bei den unten (S. 245) noch zu erwähnenden Färbungen der Chitinumhüllung in den Experimenten Towers, so ist natürlich jede Möglichkeit einer Beeinflussung der reizbaren Substanz durch das bloße Vorhandensein des Merkmals ausgeschlossen.

Nun gibt es aber eine Zeit im Leben jedes Organismus in der sich jeder Teil, ganz abgesehen von seiner eigentlichen Funktion in einer, ich möchte sagen, aktiveren Weise erregungsphysiologisch betätigt. Es ist die Zeit seiner ontogenetischen Entwicklung. Es wird sich empfehlen, diesen Unterschied bei der weiteren Analyse der hiehergehörigen Erscheinungen im Auge zu behalten. Für die Untersuchung der uns jetzt be-

schäftigenden Frage ist es nicht notwendig, näher hierauf einzugehen.

Nachdem wir uns über die verschiedenen Modalitäten einer eventuellen somatischen Induktion klar geworden sind, legen wir uns folgende zwei Fragen vor: 1. Sind durch die Bastardierung die Bedingungen für eine dieser drei Modalitäten somatischer Induktion geschaffen? 2. Ist bei einer Bastardierung die Möglichkeit der Manifestation einer eventuell unter ihrem Einfluß eingetretenen somatischen Induktion gegeben?

Die erste dieser beiden Fragen ist unbedingt zu bejahen. Wir haben ohne weiteres zuzugeben, daß während des Heterozygoten-Stadiums die Möglichkeit sowohl einer funktionellen als auch einer morphogenen Induktion der Keimzellen in Bezug auf die in Frage stehenden Merkmale gegeben ist. Kreuzt man z. B. einen Hühnerstamm mit einfachem Lappenkamm mit einem solchen mit Erbsenkamm, so besitzen die Hähne der F_1-Generation sämtlich Erbsenkämme. In der F_2-Generation treten aber in der Regel (nicht ausnahmslos) die Rezessiven in gewöhnlichem Verhältnis mit einfachem Kamm wieder auf. Eine morphogene Beeinflussung der Determinanten für einfachen Kamm durch das Soma der F_1-Generation hat also offenbar nicht stattgefunden.

Manche morphologische Merkmale sind, besonders wenn es sich um Färbungsmerkmale handelt, sobald sie einmal fertig ausgebildet sind, nicht mehr imstande morphogene Erregungen auszulösen, also eine entsprechende Induktion auszuüben. Ich habe anderwärts [1]) auf solche Fälle bei Besprechung der Towerschen Experimente [2]) hingewiesen und gezeigt, daß z. B. von den Färbungen der Chitinbedeckung der Käfer kein morphogener Einfluß ausgehen kann, weil diese Färbungen auf Pigmentablagerungen in der äußeren Cuticula beruhen, die keine Porenkanäle besitzt und daher in ihrer Tiefe, wo sich die Pigmentablagerungen befinden, außer jeder reizleitenden Verbindung mit der reizbaren Substanz des übrigen Körpers mitsamt seiner Keimzellen steht. Immerhin scheiden solche Fälle für unsere Frage deshalb noch nicht ohne weiteres aus, weil mit der ontogenetischen Entwicklung des betreffenden Charakters Erregungsvorgänge in der reizharen

[1]) „Stand der Frage“ S. 62.

[2]) W. L. Tower, An Investigation of Evolution in Chrysomelid Beetles of the Genus Leptinotarsa. Carnegie Institution, Washington 1906.

Substanz verbunden sind, die sich eventuell bis zu den Keimzellen fortpflanzen und auf dieselben eine Induktion ausüben könnten. (In den Towerschen Fällen kommt eine solche Induktion deshalb nicht in Frage, weil die ontogenetische Entwicklung des Pigments zu einer Zeit erfolgt, in welcher sich die Keimzellen noch nicht in ihrer „sensiblen Periode“ befinden.)

Handelt es sich um funktionelle Eigentümlichkeiten, um Gewohnheiten, Instinkte, kurz um Dispositionen, die sich nicht durch morphologische Merkmale manifestieren, von denen also keine morphogenen Erregungen ausgehen können, so ist doch die Möglichkeit gegeben, daß solche Dispositionen bei Bastardierung eine funktionelle Induktion ausüben, wenn sie in der heterozygoten F_1-Generation dominieren und sich bei ihr in Reaktionen manifestieren, die entsprechende funktionelle Erregungen zur Grundlage haben.

Angenommen, die in allen diesen Fällen in Frage kommenden Erregungen seien kräftig genug, um in der F_1-Generation auf die Keimzellen dieser Generation eine Induktion auszuüben, worin wird der Erfolg dieser Induktion bestehen? Hier liegt nur die Möglichkeit vor, daß der in jeder Keimzelle von F_1 vor der sogenannten „Segregation“ vorhandene dominierende Faktor, den wir D nennen wollen, durch die von dem D-Merkmal ausgehende Induktion in irgend einer Weise verstärkt wird. Wie wir uns diese Verstärkung vorstellen wollen, ob durch Hinzufügung eines neuen qualitativ gleich beschaffenen Elements oder auf anderem Wege, braucht uns hier nicht zu beschäftigen. Jedenfalls wird sich die eventuelle von dem D-Merkmal ausgehende Neuerwerbung zu dem bereits vorhandenen D und nicht zu seinen Antagonisten R hinzugesellen und selbstverständlich wird sie sich, sobald die „Segregation“ erfolgt, auf die Seite von D und nicht auf die Seite von R schlagen. Erfolgt nun der die Spaltung bedingende Vorgang in den Keimzellen — auch das ist für unsere Frage ganz gleichgültig, ob wir ihn uns als buchstäbliche Segregation oder als Ausschaltung eines Allelomorphen durch einen anderen Modus vorstellen — so wird notwendigerweise die eine Hälfte der Gameten den Faktor D nebst seinem eventuellen somatogenen Neuerwerb von D-Charakter, die andere Hälfte aber R ohne diesen Neuerwerb besitzen, und das Resultat wird dasjenige sein, welches uns in Wirklichkeit entgegentritt.

Es wird gewöhnlich angenommen, der die Spaltung bedingende Vorgang in den Gameten erfolge zur Zeit der Reifeteilungen der männlichen und weiblichen Keimzellen. Absolut sicher beweisen läßt sich das bis jetzt noch nicht, und jedenfalls bleibt da, wo die Reifeteilungen nicht nach der Ablösung der Gameten aus dem Zellverbande des Körperganzen erfolgen, die Möglichkeit offen, daß unter Umständen nach vollzogener „Segregation“ noch eine somatische Induktion in der betreffenden Richtung erfolgen könnte. Soviel darf man aber wohl sagen, daß die hierfür in Betracht kommende Zeit in allen Fällen nur eine sehr kurze ist. Schon aus diesem Grunde sind die Chancen äußerst gering, daß gerade in dieser Zeit noch eine ausreichende somatische Induktion der *R*-Gameten in der betreffenden Richtung erfolgt. Diese Möglichkeit ist indessen nicht für alle Fälle in Abrede zu stellen, und es erscheint mir keineswegs ausgeschlossen, daß in besonderen Fällen und unter ganz bestimmten Bedingungen, besonders wenn es sich um funktionelle Erregungen handelt, eine derartige Beeinflussung auch tatsächlich einmal vorkommt und nachzuweisen sein wird. Unsere experimentellen Erfahrungen sind nämlich zur Zeit durchaus noch nicht derartige, um ein abschließendes, für alle Fälle und alle Umstände geltendes Urteil abzugeben. Es gibt gewisse Unstimmigkeiten in der F_2-Generation und späteren Generationen nach manchen Kreuzungen, die die Möglichkeit einer gewissen Induktion der Rezessiven zwar nicht gerade als wahrscheinlich, aber doch auch nicht als völlig ausgeschlossen erscheinen lassen.

Es ist richtig, in der großen Mehrzahl der bekannten Fälle sind die aus einer Mendel-Spaltung hervorgehenden Rezessiven von den entsprechenden reingezüchteten Vertretern des großelterlichen Stammes nicht zu unterscheiden. Darbishire [1]) konnte bei Kreuzung von grünen und gelben Erbsen keinerlei Veränderung der Rezessiven wahrnehmen, und zwar bei einer durch mehrere Generationen fortgesetzten Züchtung. Er fand, daß der rezessive Charakter, auch wenn er in den Heterozygoten von F_1—F_4 durch den dominierenden Charakter verdeckt worden war, in F_5 ebenso rein wiederauftrat, wie in der reinen Rasse, die in der *P*-Generation zur Kreuzung verwendet worden war. Es wäre nun allerdings nicht schwer zu zeigen, daß dies ein Fall

---

[1]) A. D. Darbishire. An Experimental Estimation of the Theory of Ancestral Constitution in Heredity. Proc. Royal Soc. B., Vol. 81, 1909.

ist, in dem eine somatische Induktion durch das Vorhandensein oder die Entwicklung des dominierenden Merkmals überhaupt nicht in Frage kommt. Ebenso könnte man in Bezug auf die Mehrzahl der übrigen Fälle nachweisen, daß während des kurzen Zeitabschnittes, zwischen den die Spaltung bedingenden Vorgängen in den Keimzellen und der Ablösung dieser letzteren aus dem Gewebsverbande eine solche Induktion teils ganz ausgeschlossen, teils höchst unwahrscheinlich ist. Von Objekt zu Objekt, von Merkmal zu Merkmal bieten sich hier eben andere Möglichkeiten, und deshalb ist bei der Prüfung dieser Frage eine Behandlung erforderlich, die die Bedingungen einzeln abwägt, die physiologisch individualisiert.

Ich komme zu dem Schluß: durch die die Spaltungen bedingenden Vorgänge in den Keimzellen ist es gegeben, daß eventuelle Neuerwerbungen in der der Spaltung unterliegenden Richtung auch ihrerseits der Spaltung anheimfallen und somit, wenn sie in der Richtung des dominanten Merkmals liegen, in den Rezessiven nicht in Erscheinung treten können. Eine Beeinflussung der rezessiven Gameten nach Abschluß der die Spaltung bedingenden Vorgänge ist nicht undenkbar; diese Möglichkeit ist aber so beschränkt, daß eine derartige Induktion, wenn überhaupt, nur in seltenen und ganz besonders gelagerten Ausnahmefällen realisiert werden kann. Wir müssen deshalb die zweite der oben von uns gestellten Fragen dahin beantworten, daß bei einer Bastardierung die Möglichkeit der Manifestation einer, eventuell unter ihrem Einfluß eingetretenen somatischen Induktion in der großen Mehrzahl der Fälle überhaupt nicht gegeben, in dem übrig bleibenden Rest zwar nicht völlig auszuschließen, aber sehr gering ist.

Wir haben somit gesehen, daß in Bezug auf das Verhalten der Rezessiven bei den Mendel-Spaltungen eine eigentliche Schwierigkeit, das heißt ein Ausbleiben von somatischer Induktion unter Bedingungen, unter welchen ihr Eintreten zu erwarten wäre, gar nicht vorhanden ist, und wenden uns nunmehr zu dem vermeintlichen Widerspruch, in dem die Ergebnisse der Variationsforschung zu der Annahme einer somatogenen Vererbung stehen sollen.

Wir gehen dabei von folgendem Satze Johannsens[1]) aus: „Within pure lines — if no mutation or other disturbances

[1]) W. Johannsen, The Genotype Conception of Heredity, American Naturalist, Vol. 45, Nr. 531, March 1911, S. 137.

have been at work — or within a population in which there is no genotypical difference as to the character in question, selection will have no hereditary influence.“ In dieser Aufstellung findet sich der Konditionalsatz: „Wenn keine Mutation oder andere Störungen wirksam gewesen sind.“ Nun ist besonders durch die experimentellen Arbeiten Towers aber auch noch durch zahlreiche andere Untersuchungen festgestellt worden, daß Mutationen gesetzmäßig durch gewisse unter bestimmten Bedingungen angewandte äußere Eingriffe hervorgerufen werden können. Wir können unter Berücksichtigung dieser Tatsache den Johannsenschen Satz auch folgendermassen formulieren: „Selektion innerhalb des Biotypus ist nur dann erblich unwirksam, wenn jede Induktion der Keimzellen — auf welchem Wege eine solche zu Stande kommt, tut nichts zur Sache — ferngehalten wird.

Indem wir diesen Vorbehalt machen, auf dessen Bedeutung wir unten noch einzugehen haben werden, legen wir uns jetzt die Frage vor, welchen Schluß wir aus der genannten Feststellung für die Frage nach der somatogenen Vererbung zu ziehen haben. Gehen wir dabei von einem der von Johannsen genau untersuchten Fälle aus! Sät man die aus einer reinen Linie stammenden Samen einer Bohne aus, so schwankt Samengewicht (bzw. Samengröße) der aus ihnen gezogenen Pflanzen auf Grund der etwas verschiedenen Bedingungen, unter denen die einzelnen Individuen und ihre einzelnen Teile aufwachsen, innerhalb bestimmter Grenzen. Wählt man nun aus diesen Samen die größten und die kleinsten Exemplare aus, so ergeben die Nachkommen der schwersten und größten Bohnen kein durchschnittlich größeres Samengewicht als die Nachkommen der kleinsten. Die betreffenden, offenbar durch kleine äußere Einwirkungen hervorgerufenen Modifikationen der Eltern, die sich im vorliegenden Fall durch Erhöhung des Samengewichts manifestieren, treten in der Nachkommenschaft nicht wieder zu Tage, sie sind nicht erblich geworden. Oder, anders ausgedrückt, weder die äußere Reizwirkung, die das Soma der Elternpflanze modifiziert hat, noch auch, wie ich im Hinblick auf andere Fälle hinzufügen will, die durch die Entwicklung der Modifikation im Soma der Elternpflanze bedingten Erregungsabläufe haben die Keimzellen der Pflanze und damit die genotypische Grundlage, die Reaktionsnorm der Nachkommenschaft verändert.

Damit ist nun zunächst nichts weiter ausgesprochen als die schon längst bekannte Tatsache, daß sehr viele, wir können ruhig

sagen, die große Mehrzahl der Einwirkungen, die das Soma, sei es in morphologisch sei es in funktionell nachweisbarer Beziehung verändern, keine nachweisbare Induktion der Keimzellen hervorrufen. Ich habe dies ausführlich in meiner zusammenfassenden Darstellung des Standes der Frage nach der Vererbung erworbener Eigenschaften erörtert und gehe darauf hier nicht ein. Nur sei wiederum daran erinnert, daß diesen negativen Fällen auch eine Anzahl positiver gegenübersteht, in denen es bei Anwendung stärkerer Reize beziehungsweise bei Rücksichtsnahme auf die Momente besonderer Sensibilität der Keimzellen regelmäßig gelingt, eine entsprechende Induktion dieser letzteren zu erzielen.

Sagen uns somit jene Selektionsversuche innerhalb der Vertreter derselben genotypischen Grundlage nichts prinzipiell Neues, wenn es sich um die erste Nachkommengeneration handelt, so ändert sich die Sache, wenn eine derartige Selektion erfolglos über eine größere Reihe von Generationen ausgedehnt wird, was bekanntlich in einer Anzahl von Versuchen geschehen ist.

Das Ausbleiben einer Vererbung bei Anwendung einer schwachen äußeren Reizung bzw. bei Einwirkung zu einer Zeit außerhalb der sensiblen Periode der Keimzellen läßt nämlich zunachst in seiner Deutung in Bezug auf den wirklich erzielten Erfolg zwei Möglichkeiten offen: entweder es ist überhaupt jede Beeinflußung der Keimzellen unterblieben oder aber es hat eine solche zwar stattgefunden, sie ist aber so verschwindend klein, daß die durch sie bedingten Reaktionsänderungen bei den aus diesen Keimzellen entwickelten Individuen mit unseren Beobachtungsmitteln nicht nachzuweisen sind. Wäre nun letzteres der Fall, so sollte man erwarten, daß die Wiederholung solcher subliminaler Einwirkungen in einer größeren Reihe von Generationen schließlich doch einen wahrnehmbaren Erfolg hervorbringen müßte. Da nun aber ein solches in den Selektionsversuchen, die z. T. durch 12 Generationen ausgedehnt worden sind, in keiner Weise [1]) zu Tage getreten ist, so wird man zu dem Schluß gedrängt, daß bei derartigen äußerst schwachen Beeinflussungen überhaupt jegliche, auch jede subliminale Induktion der Keimzellen unterbleibt.

Dies wäre in der Tat eine wichtige und keineswegs selbstverständliche Feststellung. Sie würde nicht etwa besagen, daß

[1]) Von hie und da in gewissen Experimenten aufgetretenen Unstimmigkeiten will ich hier ganz absehen.

überhaupt keine Induktion der Keimzellen möglich ist — das Gegenteil wird ja durch positive experimentelle Tatsachen bewiesen — sondern nur, daß unter Umständen Einwirkungen, die immerhin stark genug sind, deutliche somatische Modifikationen hervorzurufen, keine, auch nicht eine infinitesimale Induktion der Keimzellen hervorbringen. Ehe wir aber auch nur dieses, wie ich betone, äußerst wichtige Ergebnis als endgültig bewiesen annehmen, haben wir seine tatsächliche Begründung noch näher zu prüfen.

Da muß denn zunächst hervorgehoben werden, daß in allen bisherigen Experimenten mit verhältnismäßig recht kleinen Generationsreihen gearbeitet worden ist, bei allen den Versuchen wenigstens, bei welchen es sich überhaupt um eine Vererbung durch Keimzellen und nicht bloß um eine rein vegetative Vermehrung handelt. Auf letzteren wichtigen Punkt werden wir unten noch ausführlich einzugehen haben. Zehn Jahre sind im Leben eines Menschen eine lange Zeit, und zehn, meinetwegen auch zwanzig Generationen erscheinen dem individuellen Experimentator deshalb als eine imposante Zahl. Es liegen uns aber ganz bestimmte tatsächliche Anhaltspunkte dafür vor, daß unter Umständen bei regelmäßiger Wiederkehr bestimmter an sich gar nicht besonders starker Erregungen und ebenso bei dauerndem Wegfall sonst regelmäßig auftretender Erregungen (Nichtgebrauch) schließlich doch nachweisbare erbliche Veränderungen auftreten, daß es aber dazu dann außerordentlich langer Generationsreihen bedarf, während in kürzeren Reihen keine Spur eines Erfolges nachzuweisen ist.

Ich will dies an einem Beispiel erläutern. Bekannt ist die regelmäßig auftretende Rückbildung der Sehorgane bei den Bewohnern lichtloser Höhlen und Grotten in den verschiedensten Tierklassen. Eine solche Rückbildung durch Züchtung im Dunkeln binnen weniger Generationen experimentell hervorzurufen, ist bisher noch nie geglückt. Payne[1]) beobachtete bei Drosophila von der 10. im Dunkeln gezüchteten Generation an eine leichte funktionelle, aber noch bei der 49. Dunkelgeneration keine greifbare morphologische Veränderung. (Die positiven Ergebnisse von Kapterew[2]) bei Daphnien erscheinen nach den Untersuchungen von

[1]) F. Payne, Forty nine Generations in the Dark. Biol. Bull. Vol. 18, Nr. 4, March 1910.

[2]) Biol. Zentralblatt, 30. Bd. 1910.

Papanicolau[1]) durchaus problematisch). Die Widersprüche, die hier vorzuliegen scheinen, lösen sich nun, wenn man den folgenden Beobachtungen die gebührende Berücksichtigung zuteil werden läßt.

R. Schneider[2]) fand nämlich in den älteren Clausthaler Schächten eine dichte Bevölkerung von Gammarus pulex, die eine morphologische Veränderung der Augen im Sinne einer beginnenden Rückbildung erkennen lassen, wodurch sich diese unterirdisch lebende Rasse von Gammarus pulex der gänzlich blinden Grottenform Gammarus (Niphargus) puteanus nähert. Hierdurch aufmerksam gemacht versuchte Schneider auch eine entsprechende Zwischenform zwischen dem oberirdischen Asellus aquaticus und dem grottenbewohnenden augenlosen Asellus cavaticus aufzufinden, und dies gelang ihm auch nach längeren Bemühungen in den Freiberger Grubenrevieren in Stollenstrecken, welche jene Clausthaler Gruben an Alter um ein bedeutendes übertreffen.[3]) In einem der ältesten der Freiberger Schächte („Rote Grube", die seit Menschengedenken nicht mehr befahren wird und etwa 400 Jahre alt sein dürfte) fand er ein abgeschlossenes Wasserbecken, das ausschließlich einen Asellus beherbergt, dessen Auge zwar noch aus 4 Becherocellen besteht, bei welchem die Glaskörper aber einer nicht zusammenhängenden Pigmentmasse nur noch locker eingefügt sind und auch zu der nur mangelhaft ausgebildeten Cornea in keiner engeren Beziehung mehr stehen.

Eine noch weitergehende Rückbildung fand Viré[4]), dem die Schneiderschen Befunde nicht bekannt geworden sind, bei seinen Untersuchungen über die Fauna der unterirdischen Gewässer des Pariser Beckens. Bei Asellus aquaticus aus den unterirdischen Gewässern der Seine fand er zuweilen Exemplare mit ganz rückgebildeten Augen; bei Asellus aus den natürlichen Quellen der Katakomben fehlten die Augen entweder ganz oder waren nur durch 4—5 rötliche Pigmentflecken vertreten, die an der Stelle der im übrigen völlig rückgebildeten Augen lagen. Bei dem typischen Asellus cavaticus ist jede Spur des Auges verschwunden.

---

[1]) Biol. Zentralblatt, 30. Bd. 1910. S. 756.

[2]) R. Schneider, Der unterirdische Gammarus von Clausthal. Sitzungsber. d. Akad. d. Wissensch., Berlin 1885.

[3]) R. Schneider, Ein bleicher Asellus in den Gruben von Freiberg im Erzgebirge. Sitzungsber. d. Akad. d. Wissensch. Berlin, 1887.

[4]) A. Viré, La faune souterraine de France. Paris, 1900.

Ich glaube, diese Befunde sollten uns das eine lehren, daß der zeitliche Faktor, das heißt die Länge der Generationsreihe nicht zu gering anzuschlagen ist, welche unter Umständen dazu erforderlich ist, daß sich sehr schwache Induktionen bemerklich machen können, die beispielsweise durch äußerst schwache Reize oder durch den Wegfall sonst vorhandener Erregungen bedingt sind. Es ist somit solange Vorsicht in der Verwertung negativer Befunde geboten, als nicht die Versuche über sehr lange Reihen von Generationen ausgedehnt worden sind.

Nun besitzen wir allerdings Selektionsversuche, die an sehr ausgedehnten Reihen — ich sage absichtlich nicht Generationsreihen — ausgeführt worden sind; es sind die Versuche von Jennings [1]) an Paramaecium. Die Paramaecien einer beliebigen Heuinfusion bilden eine Population im Sinne Johannsens. Isoliert man nun die einzelnen Individuen und züchtet sie rein weiter, so erhält man Deszendenzlinien, innerhalb welcher Selektion, mag sie sich nun auf die durchschnittliche (d. h. durch die „Reaktionsnorm" bedingte) Größe oder auf das Tempo der Teilungen, oder auf die Reaktionsnorm für Eintritt der Konjugation beziehen, machtlos ist, auch wenn diese Selektion durch Hunderte von Teilungsfolgen fortgesetzt wird. In seiner oben zitierten Publikation sagt Johannsen (S. 137): „Here I also may recall the brillant experiments of H. S. Jennings with Paramaecium, experiments which have been carried out quite independently of my own researches and which have been of great importance for the propagation and support of the genotype-conception. The bearing of these experiments has been attacked on the ground that the Paramaecium multiply asexually; but the matter seems to me of no importance in the present case. The experience that pure-line breeding of plants and pure-strain cultures of micro-organisms, in full agreement, demonstrate the non-adequacy of selection as a genotype-shifting factor, is a circumstance of the greatest interest."

Wenn Johannsen in dieser Auslassung die Ansicht vertritt, daß die ungeschlechtliche Vermehrung von Paramaecium für die

---

[1]) H. S. Jennings, Heredity, Variation and Evolution in Protozoa. II. Proc. American Philisoph. Soc. Vol. 47, Nr. 190, 1908. Vgl. ferner desselben Autors Aufsätze in American Naturalist, Vol. 43, Nr. 510, 1909, Vol. 44, March 1910 und Vol. 45, Februar 1911.

Beurteilung dieses Falles ohne Bedeutung sei, so ist das soweit richtig, als man nur die biometrische Seite der Frage ins Auge faßt. Für die uns hier interessierende Seite der Frage aber und das Vererbungsproblem im allgemeinen ist dieser Umstand nicht gleichgültig sondern von weittragender Bedeutung.

Eine durch bloße Teilungen eines Stammorganismus entstandene Paramaeciumkolonie entspricht durchaus einer auf rein vegetativem Wege (Ausläufer, Zerschneidung, Brutknospen) erzeugten Pflanzenkultur. Die so entstandenen Individuen sind bloße Bruchstücke eines und desselben Individuums, wobei das charakteristische ist, daß bei dieser Vermehrungsart jeder Gegensatz von Soma und Keimzelle fortfällt und sich alles hier lediglich am Soma abspielt.

Was lehren uns also die Zuchtexperimente von Jennings? Sie sagen uns, daß bei Paramaecium die Mehrzahl (nicht alle) der morphologischen und physiologischen Modifikationen, die durch Milieureize erzeugt werden, keine bleibende Veränderung in der reizbaren Substanz des Geschöpfs, keine Engramme hinterlassen, und daß sich auch durch hundertfältige Wiederholung der so beschaffenen Reize keine Engramme erzielen lassen. Diese Feststellung ist an sich wichtig genug, aber sie bezieht sich gar nicht auf eine Folge von verschiedenen Generationen in dem Sinne, den wir sonst dem Begriff Generation beizulegen gewohnt sind. Es gibt in einer solchen Zucht keine Eltern, Kinder, Enkel usw., weil jede frühere Teilungsphase restlos in der späteren aufgegangen ist, und im Laufe der hundertfältigen Teilungen, die zwischen eventuellen Kopulationen liegen können, keinerlei Verjüngungsprozesse auftreten. Eine derartige Paramaecium-Kolonie — wie übrigens auch ähnliche Zuchten von anderen lediglich durch Teilung sich fortpflanzenden Mikroorganismen, z. B. von niederen Pilzen — verhält sich mit einem Wort genau so wie ein einziger, freilich in seine zelligen Bestandteile aufgelöster Organismus. In ihre Teile zusammengefügt, würde sie durchaus dem Soma einer Pflanze oder eines Tieres entsprechen. An ihr läßt sich mithin nur die Frage der Erwerbung, bezw. Nichterwerbung von Engrammen durch das Soma, nicht aber die sich daran erst anschließende Frage naeh der Mittlerrolle untersuchen, die das Soma bei dem Erwerb von Keimzellenengrammen spielt.

Dadurch geschieht aber der anderweitigen Bedeutung der von Jennings und Anderen gewonnenen Ergebnisse kein Eintrag.

Wir wissen allerdings schon lange, daß auch die reizbare Substanz des Soma keineswegs von allen Reizen, die an sich kräftig genug sind, um Reaktionen auszulösen, in ihrer Reaktionsfähigkeit[1]) verändert, das heißt, engraphisch beeinflußt wird. Man hätte sich aber denken können, daß in allen solchen Fällen subliminale Engramme entstehen, Veränderungen, die zu schwach sind, um sich für sich schon geltend zu machen, die aber durch häufige Wiederholung des Reizes über die Manifestationsschwelle gehoben werden könnten. Die Jenningsschen und verwandte Versuche lehren uns nun, daß sich dies jedenfalls in einer Anzahl von Fällen nicht so verhält. Es scheint mir, daß man aus ihnen schließen darf, daß es eine Grenze gibt, unterhalb welcher ein Reiz, beziehungsweise eine Erregung, bei einem bestimmten Zustand der betreffenden reizbaren Substanz keine Veränderung der Reaktionsfähigkeit hervorruft, unterhalb welcher er überhaupt nicht engraphisch wirkt, und wo demzufolge eine beliebig häufige Wiederholung auch nichts an der Sachlage zu ändern vermag.

Etwas ganz entsprechendes haben, wie wir sahen, — allerdings bei viel weniger häufiger Wiederholung des Reizes — Johannsen, Tower und Andere in Bezug auf die engraphische Veränderung der Keimzellen gefunden: wenn es überhaupt nicht gelingt, durch einen Reiz eine Veränderung der Reaktionsnorm der Keimzellen, also ein Keimzellenengramm zu schaffen, so vermag auch eine verhältnißmäßig häufige Wiederholung dieser Einwirkung (ceteris paribus) dies nicht zu tun.

Anderseits kann es aber als festgestellt gelten, daß, wenn zu einem noch so schwachen Engramm ein neues Engramm gleicher Art hinzugefügt wird, bei der gemeinsamen Ekphorie eine gewisse Steigerung der Wirkung resultiert. Dieser Erfolg der Wiederholung eines engraphisch nicht gänzlich unwirksamen Reizes, ist sehr leicht in Bezug auf somatische Engramme[2]) nachzuweisen. Auch für Keimzellenengramme geht sie aus vielfachen Beobachtungen hervor, z. B. denen von Kammerer über das Auf-

---

[1]) Schon in der ersten Auflage der „Mneme" habe ich am Schluß des ersten Kapitels (S. 19, 3. Aufl.. S. 14) sowie S. 33 (3. Aufl. S. 26) die engraphische Veränderung als eine Veränderung der Reaktionsfähigkeit bezeichnet.

[2]) Vgl. bes. das 15. Kapitel meiner „mnemischen Empfindungen", Leipzig 1909. Auch viele Erscheinungen einer von Jahr zu Jahr sich steigernden Akklimatisation, wie die z. B. Bordage, bei den nach Réunion verpflanzten Pfirsichbäumen beobachtet hat, sind in diesem Sinne zu deuten.

treten von Brunstschwielen bei Alytes in der fünften Generation, denen von Przibram bei seinen Hitzeratten sowie der von Generation zu Generation zunehmenden Zahmheit von Sphodromantis und noch vielen anderen ähnlichen Tatsachen.

Hier tritt uns wieder die grundsätzliche Uebereinstimmung im engraphischen Verhalten des Soma und der Keimzelle entgegen, eine Uebereinstimmung, deren Vollständigkeit nach den verschiedensten Richtungen hin ich in der „Mneme" nachzuweisen versucht habe. Die positiven wie die negativen Befunde gelten für Soma wie Keimzelle in gleicher Weise. Was die soeben besprochenen negativen Befunde anlangt, so gelten sie für beide aber nur, wie wir es ausgedrückt haben, „unter Umständen". Unter anders beschaffenen Umständen aber ist das Bild durchaus verändert. Diese anders gearteten Umstände können sowohl auf der Beschaffenheit der Reize beruhen, als auch in dem besonderen Zustande begründet sein, in welchem sich die reizbare Substanz in dem Augenblick befindet, in dem sie von den Reizen getroffen wird (Zustand ihrer Sensibilität). Unter entsprechend veränderten Voraussetzungen gelingt es dann sehr wohl, zunächst das Soma, dann aber auch die Keimzellen engraphisch zu beeinflussen.

Auf die engraphische Veränderung des Soma gehe ich hier nicht näher ein, da ich diesen Gegenstand ausführlich in meinen früheren Arbeiten behandelt habe. Auch bei den oben besprochenen Zuchtversuchen von Jennings an Paramaecium sowie bei überhaupt allen Kulturen, bei denen bloß eine Vermehrung durch Teilung stattfindet, handelt es sich, wie wir gesehen haben, lediglich um die Frage nach einer Veränderung der Reaktionsfähigkeit im Sinne einer Entstehung somatischer Engramme. Nicht nur das Ausbleiben einer solchen Entstehung, sondern auch ihr Eintritt unter bestimmten Verhältnissen wurde bei den betreffenden Versuchen beobachtet. Jennings [1]) fand, daß in seinen Paramaeciumkulturen unter Umständen einige wenige Individuen auftreten, die sich langsamer als der Typus teilten, und andere, die sich rascher als dieser teilten. Diese Unterschiede erhielten sich unbegrenzt in den späteren Teilungsphasen dieser Individuen. Solche „genotypische" Veränderungen scheinen besonders nach gelegentlichen Kopulationen aufzutreten. Vielleicht ist mit der

[1]) H. S. Jennings, Pure Lines in the Study of Genetics in lower Organisms. American Naturalist, Vol. 45 Febr. 1911.

Kopulation oder mit der Vorbereitung zu derselben eine Sensibilisierung der reizbaren Substanz, eine „sensible Periode" verbunden, die zur Folge hat, daß Reize, die zu einer anderen Zeit nicht engraphisch wirken, es zu dieser Zeit tun. Diese Vermutung wäre näher zu prüfen.

Aehnlich wie bei Infusorien und eigentlich noch augenfälliger liegen die Dinge bei reinen, d. h. von einem einzigen Individuum abstammenden Zuchten von Bakterien. Dies wird durch die Zuchtversuche von Hansen, Barber sowie Wolf (der übrigens nicht von der Einzelzelle ausging, aber auf anderem Wege „reine Linien" zu erzielen suchte) bewiesen. Auch die Untersuchungen von Kowalenko und Burri weisen meiner Ansicht nach durchaus in diese Richtung, besonders wenn man im Auge behält, daß es sich um engraphische Veränderungen handelt, die man nur mit einer Engraphie des Soma, nicht aber mit einer solchen der Keimzellen der höheren Organismen vergleichen darf, was vielfach von den Autoren nicht berücksichtigt wird. Auf den sprunghaften Charakter aller dieser Veränderungen komme ich unten zurück.

Soviel über die Engraphie des Soma! Ist es nun aber auch möglich, durch Reizeinwirkung eine Induktion der Keimzellen zu erzielen, dergestalt daß in den aus ihnen entstehenden Organismen die Reaktionsfähigkeit geändert ist, ist es möglich, innerhalb der reinen Linien die genotypische Grundlage durch Reizeinwirkung zu ändern? Diese Möglichkeit wird von keinem Biologen bestritten. Das Auftreten solcher „Mutationen" hat Johannsen selbst in seinen Zuchten reiner Linien wiederholt beobachtet. Lidforss sah in seinen Rubus-Kulturen unzweifelhafte, nicht durch Kreuzung veranlaßte Mutationen in einer Häufigkeit von 1—5 % auftreten, und ebenso sind in Svalöf Mutationen vielfach beobachtet worden. Was die Bedingungen ihres Entstehens anlangt, so ist es, wie Johannsen sagt, deutlich, „daß die Lebenslagefaktoren einen ganz wesentlichen Einfluß haben — und haben müssen".[1])

Eine genauere Analyse der Entstehungsbedingungen von Mutationen findet sich in dem schönen Werk von Tower[2]), der

---

[1]) Johannsen, Elemente der exakten Vererbungslehre, Jena 1909, S. 449.

[2]) W. L. Tower, An Investigation on Evolution in Chrysomelid Beetles of the Genus Leptinotarsa. Carnegie Institution, Washington 1906.

Frucht vieljähriger Experimente, deren Resultate auch von Johannsen anerkannt werden, obwohl sie nur an Reinzuchten angestellt worden sind, nicht aber an „reinen Linien“ im strengen Sinne des Wortes, was sich durch die Natur des Untersuchungsobjektes verbot. Durch diese Versuche an verschiedenen Arten von Kartoffelkäfern (Leptinotarsa) hat Tower festgestellt, daß es durch gewisse kräftige Temperatur- und Feuchtigkeits- (bezw. Trockenheits-)Reize gelingt, eine engraphische Veränderung der Keimzellen, eine Mutation zu erzielen. Voraussetzung dabei ist, daß man die Reize während der „sensiblen Periode“ der Keimzellen einwirken läßt, die in die Zeit ihres Wachstums und ihrer Reifung fällt. Unter Beobachtung der entsprechenden Maßregeln gelang es Tower 70, 83, ja 100% der Keimzellen genotypisch zu verändern, das heißt in ihnen Engramme zu erzeugen, die sich in einer dauernd veränderten Reaktionsnorm der Nachkommenschaft manifestierten.

Auch anderen Experimentatoren — ich erinnere besonders an die Ergebnisse von Blaringhem und Mac Dougal auf botanischem Gebiet sowie, um nur ein zoologisches Beispiel herauszugreifen, an die berühmten Schmetterlingsversuche von Standfuß und Fischer — ist es gelungen, durch Reizwirkungen erbliche Variationen oder Mutationen, also engraphische Veränderungen der Keimzellen hervorzurufen, doch will ich auf alle diese Versuche nicht weiter eingehen, da bisher keine anderen Versuchsreihen so genau analysiert sind, wie die Towerschen, und die Grundtatsache von niemandem mehr in Abrede gestellt wird.

Das Resultat unserer Betrachtungen können wir nunmehr in folgenden Sätzen zusammenfassen:

1. Nicht jeder Reiz, der eine Reaktion hervorruft, wirkt engraphisch, das heißt bewirkt eine bleibende Veränderung der Reaktionsfähigkeit. Über diese schon länger bekannte Tatsache hinaus wird aber durch die Unwirksamkeit der Selektion innerhalb der reinen Linien, beziehungsweise innerhalb der Zuchten von gleicher genotypischer Grundlage bewiesen, daß in vielen Fällen durch eine solche Reizeinwirkung auch nicht eine subliminale Veränderung der Reaktionsfähigkeit erzielt wird, kein subliminales Engramm, das sich etwa durch Summation mittels häufiger Wiederholung des Reizes über die Schwelle heben ließe. Dies gilt:

a) sowohl für das Ausbleiben einer engraphischen Beeinflussung des Soma. (Experimente von Jennings bei Paramaecium, Barber und anderen bei Bakterien),

b) als auch für das Ausbleiben einer engraphischen Beeinflussung der Keimzellen. (Unwirksamkeit der Selektion in den Experimenten von Johannsen, Tower und anderen.)

Ich möchte hierzu bemerken, daß diese Sätze nur dem gegenwärtigen Stande unserer Kenntnis entsprechen und vorläufig noch keine absolute Geltung beanspruchen können. Eine Ausdehnung der Versuche über noch sehr viel größere Generationsreihen und eine Verschärfung der Beobachtung der Reaktionen dürfte vielleicht später einmal eine Einschränkung dieser Aussage in Bezug auf manche der in Frage stehenden Fälle notwendig machen. Ich will nicht sagen, daß ich dies für wahrscheinlich, ich will nur erwähnen, daß ich es nicht für vollkommen ausgeschlossen halte. Jedenfalls gilt natürlich für alle diejenigen Fälle, in denen die Reize engraphisch wirklich absolut unwirksam sind, sie also auch nicht die minimalste Mutation hervorrufen, der Satz, daß Selektion innerhalb der reinen Linien oder ihrer Aequivalente unwirksam und für die Bildung neuer Arten ohne Bedeutung ist. (Umso bedeutsamer ist dafür ihre aussiebende, isolierende und platzmachende Wirksamkeit innerhalb der Populationen.)

Als zweites Resultat hat sich uns ergeben:

2. In anderen Fällen beschränkt sich die Wirkung der Reize nicht auf die einmalige Hervorrufung einer Reaktion, sondern ergibt eine bleibende Veränderung der Reaktionsfähigkeit, eine engraphische Wirkung, und zwar kann sich dieselbe äußern:

a) am Soma (zahlreiche Tatsachen der Reizphysiologie, der Akklimatisation, vegetative Mutationen),

b) an den Keimzellen (vgl. die Zusammenstellung des betreffenden Tatsachenmaterials in meiner Arbeit über den „Stand der Frage"). Die Untersuchungen Towers weisen darauf hin, daß zu einer solchen Wirkung in manchen Fällen nicht nur eine besondere Stärke des Reizes sondern auch eine besondere Empfänglichkeit der Keimzellen gehört.

Zu diesen Sätzen sind wir unter Mitberücksichtigung der Ergebnisse der modernen Variationsforschung gelangt. Ist damit nun das Vorkommen einer somatogenen Vererbung bewiesen oder ist es widerlegt? Keins von beiden! Die Variationsforschung hat

uns nur in Harmonie mit der übrigen experimentellen Forschung, sowie mit sonstigen Erfahrungen gelehrt, daß nicht alle Erregungen, die eine Reaktion des Soma hervorrufen, auch engraphisch wirken, daß dazu vielmehr eine besondere Stärke des Reizes, bezw. eine besondere engraphische Empfänglichkeit der reizbaren Substanz (Sensibilisierung) gehört. Sie sagt uns aber nicht das geringste aus über den Weg, auf dem die Reize zu den Keimzellen gelangen. Führt ihr Weg sie über das Soma, müssen sie durch seine Reizpforten aufgenommen, durch seine Apparate transformiert werden, um auf die Keimzellen die entsprechenden (oft durchaus spezifischen) Wirkungen hervorzubringen, so ist das eine somatische Induktion, und wir haben von einer somatogenen Vererbung zu sprechen. Ist das nicht der Fall, können sie nur bei direkter Einwirkung auf die Keimzellen diese verändern, und zwar in einer dem Soma in der Regel durchaus parallelen Weise, so herrscht allein Parallelinduktion und eine somatogene Vererbung findet nicht statt.

Dies ist eine Frage für sich, auf die die Variationsforschung uns keinerlei Antwort erteilt. Physikalische und physiologische Gesichtspunkte sind bei der Lösung dieses Problems entscheidend, und sie sprechen, wie ich in einem besonderen Kapitel meiner Arbeit über den „Stand der Frage" gezeigt habe, durchaus gegen die allgemeine Durchführbarkeit der Parallelinduktion. Auch habe ich dort gezeigt, daß Tower in seinem ausgezeichneten Werk über Leptinotarsa durch ein doppeltes Mißverständnis zu der Annahme gelangt ist, seine Resultate ließen sich nur durch Parallelinduktion erklären. Zur Entscheidung dieser Frage tragen sie vielmehr nicht das mindeste bei. Alle von ihm beobachteten Eigentümlichkeiten in dieser Richtung erklären sich vielmehr einerseits aus dem Vorhandensein einer sensiblen Periode der Keimzellen bei Leptinotarsa und andererseits aus der Unmöglichkeit für sein Objekt, auf eine zur Zeit dieser Periode vorgenommenen Reizung mit einer bestimmten somatischen Reaktion nämlich mit Aenderung der Färbung des Körpers zu antworten. Auf die Frage nach dem Wege, auf dem die Reize zu den Keimzellen gelangen, geben also weder die Towerschen Experimente noch die Ergebnisse der Variationsforschung eine Auskunft. Sie hat auf anderem Wege entschieden zu werden, und diese Entscheidung fällt, wie gesagt, durchaus zu Gunsten der somatischen Induktion.

Nur auf ein Gegenargument möchte ich zum Schlusse noch eingehen. Es lautet: Die Variationsforschung erkennt allerdings die Möglichkeit einer Aenderung der genotypischen Grundlage durch Reizwirkung an, sie leugnet nicht die Möglichkeit einer engraphischen Veränderung der Keimzellen, die sich in einer Aenderung der Reaktionsnorm der Nachkommen äußert. Aber, so wendet man ein, diese Veränderung ist eine sprungförmige und manifestiert sich in einer Sprungvariation (Mutation), sie ist keine kontinuierliche, wie man bei ihrer Entstehung durch somatische Induktion erwarten müßte.

Ist das letztere richtig? Hat man wirklich bei somatischer Induktion, d. h. bei einer durch die Leitungswege des Soma vermittelten Induktion eine kontinuierliche Beschaffenheit der sich manifestierenden Veränderung anzunehmen? Hier liegt ein grosses obwohl weitverbreitetes Mißverständnis vor, das aus einer Unklarheit über den physiologischen Vorgang der Reizwirkung überhaupt entspringt. Es ist hier nicht der Ort, diese Frage in ihrer Allgemeinheit zu behandeln; ich behalte mir dies für später vor. Hier sei nur betont, daß es in dem Wesen *jeder* engraphischen Reizwirkung liegt, mag sie nun das Soma oder die Keimzellen betreffen, die Reaktionsfähigkeit späteren Reizeinwirkungen gegenüber, wenn überhaupt, diskontinuierlich zu verändern.

Die Erwerbung *eines jeden* Engramms bedingt insofern eine sprunghafte Veränderung als die Reaktionsfähigkeit vor der Einwirkung des engraphisch wirksamen Reizes von derjenigen nach der Einwirkung staffelweise verschieden ist. In manchen Fällen sind diese Unterschiede nur „ebenmerklich“, sie stellen dann einen sehr kleinen Schritt dar; in anderen Fällen, wenn der Reiz stärker gewesen ist, ist der Unterschied ein viel größerer, statt eines ebenmerklichen Schritts liegt ein viele solcher Schritte messender Sprung vor. Dies gilt für jede engraphische Reizwirkung, also ebenso für die individuelle Erwerbung von Sinnesengrammen (Erinnerungsbildern) und für funktionelle Erwerbungen des Individuums (Phänomene der Uebung), wie für die Erwerbung von Keimzellenergrammen. Alle diese Erscheinungen erweisen sich als eine bald schritt-, bald sprungweise Veränderung der Reaktionsfähigkeit.

Natürlich kann man je nach der Beschaffenheit des Reizes und der im Augenblick bestehenden Empfänglichkeit (Sensibilisierung) der reizbaren Substanz unter Umständen denselben oder einen sehr

ähnlichen Erfolg einmal durch eine sukzessive Anzahl kleiner oder kleinster Schritte, das anderemal durch einen einzigen großen Sprung erreichen. Auch im ersteren Falle handelt es sich aber um in ihren Manifestationen diskontinuierliche Vorgänge. Wenn Kammerer seine Feuersalamander durch Entziehung des Wasserbeckens bei jedem Gebärakt schrittweise dazu gebracht hat, vom Larvengebären zum Vollmolchgebären überzugehen, so handelt es sich, da diese große Distanz in der Veränderung der Reaktionsnorm in kleineren Etappen zerlegt worden ist, zwar nicht um einen großen Sprung, immerhin aber doch um eine Anzahl kleinerer Sprünge. Ferner ist in diesem Falle nachgewiesen, daß pari passu mit diesen engraphischen Veränderungen des Soma des Muttertiers auch eine entsprechende Engraphie seiner Keimzellen erfolgt. Sehr deutlich tritt auch diese sprunghafte Veränderung der Reaktionsfähigkeit bei den Alytesexperimenten Kammerers hervor, überhaupt überall da, wo man die betreffende Veränderung qualitativ und quantitativ genauer analysiert.

Es gibt Fälle, in welchen dieses ruckweise Auftreten der Veränderung dadurch verschleiert wird, daß man die Versuchsobjekte dauernd unter denselben besonderen Reizverhältnissen beläßt. Es läßt sich aber bei näherer Prüfung selbst in diesen Fällen zeigen, daß die Veränderung der Reaktionsfähigkeit, also die eigentliche Engraphie auch hier in einzelnen Etappen erfolgt. Dies zeigt sich am deutlichsten dann, wenn diese Aenderung sich von Generation zu Generation verstärkt. So treten z. B. die Hitzemerkmale bei den Hitzeratten Przibrams erst in der vierten Generation deutlich hervor, und derselbe Autor beobachtete eine von Generation zu Generation sich verstärkende Zahmheit bei in der Gefangenschaft gehaltenen, Selektionsprozessen nicht unterworfenen Sphodromantis.

Es liegt demnach in der Natur der Sache, daß jede Engraphie stoßweise zu Stande kommt, und daß je nach der Größe dieser Stösse die manifestierenden Reaktionen größere oder kleinere, unter Umständen sehr kleine Sprünge darstellen. Dies gilt für die Manifestationen jeglicher Induktion, nicht etwa bloß für die typischen Sprungvariationen, von denen Johannsen (a. a. O. 1911, S. 158) sagt: „Natura facit saltus". In Wirklichkeit wird natürlich in keinem Falle die Kontinuität des Naturgeschehens unterbrochen, und eine größere oder geringere Diskontinuität zeigt sich nur unter der Voraussetzung, daß man den Zustand vor der Reizein-

wirkung mit demjenigen nach derselben vergleicht. Aber dann zeigt sie sich eben stets und ist nur graduell abgestuft, und soviel ist sicher, daß die Größe des Sprunges einer erblichen Variation (also einer veränderten Reaktionsnorm der Keimzellen) sich in keiner Weise als Gegenbeweis gegen ihre Entstehung durch somatische Induktion verwerten läßt. Erfolgt doch auch, wie wir gesehen haben, die Aenderung der Reaktionsfähigkeit des Soma, wenn man den Zustand vor mit dem nach der Reizeinwirkung vergleicht, stets in größeren oder kleineren Sprüngen.

Die Abneigung vieler Autoren, deren Ausgangspunkt die Bastard- und Variationsforschung bildet, gegen die Anerkennung einer somatischen Induktion beruht im wesentlichen darauf, daß vielfach über die physiologischen Bedingungen derselben noch ganz verschwommene Vorstellungen herrschen, daß man sich über die verschiedenen Unterarten dieser Induktion, die wir oben (S. 243) unterschieden haben, nicht klar ist und sich vorstellt, unter somatischer Induktion sei ein mysteriöser Einfluß zu verstehen, den das bloße Vorhandensein eines körperlichen Merkmals, gleichviel welcher Beschaffenheit, auf die Keimzellen ausüben müsse. So entwickelt sich das uns zu Unrecht zugeschriebene Gebilde einer „transmission-conception“ [1]), die angeblich eine Übertragung der „persönlichen Qualitäten“ der Vorfahren auf die Nachkommen verfechten soll. Dies ist eine durchaus irreführende Darstellung, soweit sie sich gegen diejenigen richtet, die die Möglichkeit einer somatischen Induktion der Keimzellen annehmen. Letztere Forscher stehen in dieser Beziehung auf genau derselben Grundlage wie Johannsen, nämlich daß „the qualities of both ancestor and descendant are in quite the same manner determined by the nature of the sexual substances — i. e. the gametes — from which they have developed.“ Diese bestimmende Natur der Gameten bezeichnet Johannsen als ihre genotypische Grundlage, und dieser Begriff bezeichnet im Grunde genau dasselbe, was ich den ererbten Engrammschatz genannt habe. Dieser ererbte Engrammschatz, diese genotypische Grundlage wird eben von Generation zu Generation weitergegeben. Über diesen Punkt herrscht schlechterdings keine Verschiedenheit der Meinungen, höchstens eine solche der Bezeichnungen und hierüber sollte man sich in erster Linie klar

[1]) Vgl. Johannsen a. a. O. 1911, S. 130.

werden, um den wahren Differenzpunkt umso schärfer aufzufassen.

Keine Meinungsverschiedenheit herrscht ferner über die Möglichkeit einer Aenderung der genotypischen Grundlage durch Reizwirkung. Eine solche Möglichkeit wird, wie schon oben erwähnt, auch von Johannsen uneingeschränkt zugegeben.

Worüber allein ein Streit herrscht, ist die Frage, ob Reize, um eine genotypische Veränderung hervorzubringen oder, um meine Ausdrucksweise anzuwenden, um engraphisch auf die Keimzellen zu wirken, dieselben direkt treffen müssen, oder ob auch durch die Reizpforten des Soma aufgenommene und dadurch energetisch transformierte Reize dies vermögen, ob mit einem Wort nur elementare Energie und nicht auch Erregungsenergie eine Induktion der Keimzellen herbeizuführen vermag. Dies und nichts anderes ist der Kern der Meinungsverschiedenheit.

Wenn man sich auf eine statistische Behandlung des Vererbungsproblems beschränkt, kommt man nicht zu einer hinreichend scharfen Formulierung dieser Frage, die eine reizphysiologische ist und nur vom reizphysiologischen Standpunkt aus geprüft und entschieden werden kann. Für somatische Induktion kommen, wie wir gesehen haben, folgende Möglichkeiten in Betracht: 1. eventuelle Induktion durch morphogene Erregungen, bedingt durch das bloße Vorhandensein bezw. durch die ontogenetische Entwicklung eines Teiles; 2. durch funktionelle Erregungen, bedingt durch die Funktion eines Teiles (bezw. das dauernde Ausbleiben einer Funktion); 3. durch Erregungen, welche durch äußere Reize ausgelöst werden.

Daß die morphogenen Erregungen an sich in der großen Mehrzahl der Fälle nicht kräftig genug sind, um eine somatische Induktion der Keimzellen zu bewirken, wird durch den negativen Ausfall der Selektion innerhalb der reinen Linien und ihrer Aquivalente und wird ferner durch den negativen Ausfall vieler bisher angestellter Transplantationsversuche bewiesen. Wie weit man hier aber generalisieren darf, bleibt angesichts der Ausdehnung der meisten jener Selektionsversuche auf verhältnismäßig nur kleine Reihen von Generationen, ferner angesichts der Unstimmigkeit einiger der bisherigen Ergebnisse der Bastard- und Variationsforschung und endlich angesichts einiger positiver Resul-

tate der Transplantation[1]) abzuwarten. Ich möchte mich hier vorläufig eines Urteils enthalten.

Ganz anders aber liegen die Dinge inbezug auf die Frage nach der Induktion durch funktionelle Erregungen und solche, die durch äußere Reize ausgelöst werden. Daß äußere Reize die genotypische Grundlage verändern können, ist eine feststehende, von niemandem bestrittene Tatsache. Ob die Reize dabei direkt als elementare Energien wirken, oder aber, durch die Reizpforten des Soma aufgenommen, zu Erregungsenergien transformiert werden, darüber sagen, wie wir gesehen haben, weder die Ergebnisse der Variationsforschung noch auch die Leptinotarsaexperimente Towers das geringste aus. Hier sind physikalische und physiologische Kriterien maßgebend und sie entscheiden auf Grund einer Fülle von im letzten Jahrzehnt bekannt gewordenen Tatsachen für das Vorkommen von somatischer Induktion. Rein funktionelle Erregungen unterscheiden sich allem Anschein nach in dieser Beziehung nur graduell von durch äußere Reize ausgelösten Erregungen. Für beide aber ist es Grundbedingung, um eine genotypische Veränderung, eine Engraphie der Keimzellen hervorzubringen, daß die letzteren sich in einem hinreichend sensiblen Zustand befinden.

Die auf diesem Wege hervorgebrachte Veränderung der genotypischen Grundlage ist, wie dies für jede engraphische Veränderung gilt, eine sprunghafte. Jedes fertige Engramm, mag es nun Soma oder Keimzellen betreffen, stellt sich als eine diskontinuierliche Veränderung der Reaktionsfähigkeit dar. Bei seiner Schaffung findet natürlich keine Unterbrechung der Kontinuität des Naturgeschehens statt. Wie ich in der „Mneme“ und ihrer ersten Fortsetzung gezeigt habe, vollzieht sich auch die rein somatische Engraphie nur in Sprüngen, das heißt, die Wiederholung desselben Reizes, selbst die Wiederholung einer funktionellen Erregung (Übung) bewirkt kein „Ausschleifen der Bahnen“, sondern erzeugt nachgewiesenermaßen jedesmal neue, anders determinierte Engramme. In dieser Beziehung wie in jeder anderen herrschen für die engraphische Veränderung des Soma und der Keimzellen dieselben Gesetze.

---

[1]) Vgl. Kammerer, Mendelsche Regeln und Vererbung erworbener Eigenschaften. Verhdlg. d. naturf. Vereines in Brünn, 49. Bd. 1911. S. 14. In der Deutung seiner Befunde läßt Kammerer die größte Vorsicht walten und hält auch die Möglichkeit einer anderen Deutung offen (vgl. S. 15, 16).

Albinismus bei Inzucht.

Von **Hans Przibram** (Biologische Versuchsanstalt in Wien).

Es ist kein Zufall, daß Mendel zunächst bei den Pflanzen auf das zahlenmäßige Verhalten bei der Vererbung zweier oder mehrerer verschiedener Merkmale kam. Während bei den Pflanzen durch Selbstbefruchtung sofort die reinen Dominanten von den Heterozygoten sich unterscheiden ließen, können bei den der Selbstbefruchtung meist unzugänglichen Tieren nicht ohneweiteres aus den Dominanten der F_2-Generation einzeln jene herausgesucht werden, welche rein weiterziehen und jene, welche als Heterozygot wieder in F_3 das Spaltungsverhältnis 3 : 1 liefern sollen. Notgedrungen muß der Zoologe, wenn er zwischen reinen Dominanten und Heterozygoten unterscheiden will, zu Paarungen seine Zuflucht nehmen, deren Ausfall erst ein Urteil darüber gestattet, welche Formel den Eltern zuzuschreiben war. Verfährt man nun in dieser Art, wobei man das zu prüfende Tier mit einem Rezessiv paart, so läßt sich der Einwand erheben, daß eine Probe auf die Richtigkeit der Mendelschen Spaltungsregel dadurch nicht erbracht sei, weil erstens die Kreuzung mit einem Rezessive auch nach anderen Vererbungsregeln zur Hälfte Dominante, zur Hälfte Rezessive ergeben könnte; zweitens aber, wenn schon zur Erkennung der Heterozygotie eine Anzahl Keimzellen eines Tieres verbraucht wurden, es dann nicht mehr möglich ist, alle Nachkommen eines Heterozygotenpaares aufzuziehen, da man nicht weiß, wie die bereits früher verausgabten untereinander reagiert hätten. Um diese Schwierigkeiten zu umgehen, läßt sich nun ein Weg einschlagen, welcher die vorgebrachten Einwände widerlegt und die Mendelsche Spaltungsregel auf das schönste zu bestätigen imstande ist. Man beläßt in einer F_1-Generation alle Tiere zu wahlloser Paarung, wodurch die Wahrscheinlichkeit für das Auftreten der vier Kombinationen der Dominanten und Rezessiven eines jeden Merkmalpaares nicht verändert wird; so erhält man in F_2 auf je 3 anscheinend Dominante je 1 Rezessiv. Werden nun die Rezessive entfernt, alle Dominanten hingegen wieder

ohne Rücksicht auf ihre nicht ersichtliche Homo- oder Heterozygotie zu wahlloser Paarung beisammen gelassen, so läßt sich nun berechnen, wieviele Rezessive in der nächsten (F_3-)Generation auftreten sollen, falls die Mendelsche Spaltungsregel, auf der Wahrscheinlichkeit einer gleichen Anzahl aller möglichen Kombinationen basierend, ihre Richtigkeit hat. Wiederholt man diese Manipulation in jeder aufeinanderfolgenden Generation, so sinkt die Anzahl der Rezessive immer mehr und mehr, entsprechend der Formel (n^2—1) Dominante: 1 Rezessiv, wobei n den Index der Filial-Generation (F_2, $F_3 \ldots F_n$) bezeichnet. Die Ableitung dieser Formel befindet sich in meiner Anwendung elementarer Mathematik (1908, Seite 53), ihre Bestätigung durch Versuche an Ratten in: Paarungsversuche, Sitzber. der morph. physiol. Ges.; Physiol. Zentralbl. 1907; die Erläuterung ihrer Bedeutung für die anscheinende Veränderung der Spaltungsverhältnisse bei aufeinanderfolgenden Generationen von Ramschkulturen in der Experimental - Zoologie, 3. Phylogenese 1910, Seite 144.

Die vorliegende Notiz bedarf dieser vorgebrachten Einleitung, soll aber selbst auf eine ganz andere Seite des Vererbungsproblemes, nämlich die angeblichen durch Inzucht entstehenden schädlichen Folgen in ihrem Zusammenhange mit Mendels Errungenschaften hinweisen.

Häufig ist als Folge der Inzucht, nämlich ihrer schwächenden Wirkung auf die Produkte, teilweiser oder vollständiger Albinismus angeführt worden. Von vornherein steht eine solche Ansicht im Widerspruche mit der Annahme, daß die einzelnen Eigenschaften in den Keimzellen vorgebildet seien und es sich bei der Kopulation bloß um die Kombination von zwei Genen zu einer Zygote handelt, wie es die Mendelsche Vererbungsregeln zur Grundlage haben. Doch darf man a priori nicht von der Hand weisen, daß durch Inzucht eine Schwächung der Keimzellen stattfinden könnte, wobei das Ausfallen der positiven, also nach der Batesonschen presence-absence-Theorie dominanten Eigenschaften zu Rezessiven führen könnte. Totaler Albinismus erscheint ja stets, teilweiser (Scheckung) meist als Rezessiv zur vollen Pigmentierung. Tatsache ist es, daß sehr oft im Laufe von Inzuchtversuchen Albinos aufgetreten sind; jedenfalls öfters, als in parallelen Versuchen mit Ausschaltung der Inzucht. Im Sinne des Mendelismus lassen sich diese Tatsachen sehr gut damit

erklären, daß bloß bei Inzucht die Wahrscheinlichkeit durch das Zusammentreffen zweier rezessiver Gene eine genügend große ist, um die tatsächliche Aufzucht von Rezessiven zu gestatten, während bei Kreuzung nicht Blutsverwandter das Zusammentreffen von zwei Heterozygoten sehr unwahrscheinlich ist, wenn es sich um Stämme handelt, bei denen Albinismus an und für sich nicht sehr häufig auftritt. Diese Erklärung hat aber zur Voraussetzung, daß doch im Albinismus heterozygote Pigmentträger als Ausgangspunkt gedient haben, wenngleich von diesem Heterozygotismus dem Züchter gar nichts bekannt gewesen sein mag. Wir wissen ja eben nach Mendel, was die Reinheit selbst viele Generationen hindurch rein gezogener, aber nicht individuell geprüfter Rassen wert ist. Dennoch kann wieder von Gegnern des Mendelismus der Einwand erhoben werden, daß diese Abstammung bloß aus dem nachträglichen Erfolge erschlossen, aber nicht erwiesen sei, und daher die ganze Ableitung auf einem Zirkelschlusse beruhe.

Diese Einwände vermögen wir nun durch meine zitierte Versuchsmethode ebenso zu entkräften, wie den Einwand bezüglich der notwendigen Prüfung der Heterozygoten und Rezessiven im Tierreiche. Würde nämlich Albinismus tatsächlich im Verlaufe der Inzucht als Folge der Schwächung und nicht als Folge der größeren Wahrscheinlichkeit des Zusammentreffens von Heterozygoten und infolgedessen von rezessiven Genen bei nahen Verwandten auftreten, so müßten wir erwarten, daß in den erwähnten Rattenzuchten trotz der Entfernung der in bestimmtem Verhältnis als Folge der ursprünglichen Kreuzung von Pigmentierten mit Albinos bei Inzucht in F_2, F_3 etc. auftretenden Albinos dennoch im Laufe der Inzuchtgenerationen immer wieder und zwar mehr und mehr Albinos auftreten würden. Das ist aber nun durchaus nicht der Fall: wie bereits erwähnt, nahmen die Albinos nach der für Tiere modifizierten Mendelschen Formel mit jeder Generation ab und waren praktisch in der 7. Generation vollständig verschwunden. Die spätere Anpaarung von solchen anscheinend reinen Pigmentierten mit Albinos oder bereits früher geprüften Heterozygoten zeigten dann, daß doch noch Heterozygote darunter waren, die Albinismus weiterzuvererben im Stande waren. Man kann also auch nicht etwa sagen, daß dem Stamme nach Entfernung der Albinos eben durch diese Selektion die Fähigkeit zur Produktion von Albinos selbst bei Inzucht überhaupt genommen worden

wäre, etwa dadurch, daß eben die „stärksten Gene“ übriggeblieben wären. Albinos können also bei Inzucht entstehen, aber sie entstehen nicht durch Inzucht.

Neben dem Albinismus und ähnlichen Defekten ist es die Abnahme der Fruchtbarkeit, welche als Folge der Inzucht auftreten kann und auch bei den Ratten auftrat, die als eine direkte Schwächung der Zeugungsprodukte durch nahe Blutverwandtschaft angesehen wurde. Fehlt es auch hier nicht an Versuchen, die größere und geringere Fruchtbarkeit verschiedener, isolierbarer Linien für diese Abnahme im Mendelschen Sinne verantwortlich zu machen (Castle u. a.), so scheint mir hier doch noch die Frage der Untersuchung wert, ob nicht die allzugroße Aehnlichkeit von Genen die Bildung von Zygoten aus entwicklungsanergetischen Gründen zu verhindern imstande ist, hier also das Wechselverhältnis der Gene eine Rolle spielt. Daß es sich jedoch auch hier nicht um eine Schwächung der Nachkommen selbst handelt, geht daraus hervor, daß diese mit nichtverwandten gepaart sogleich eine größere Anzahl Jungen im nächsten Wurfe hervorbrachten, wo doch der neue Gatte auf die Mutter selbst noch keinen „stärkenden“ Einfluß haben konnte.

Diese kurzen Andeutungen mögen genügen, um zu zeigen, daß die Mendelsche Lehre wie für so viele Fragen, so auch für jene nach der Unschädlichkeit oder Schädlichkeit der Inzucht neue Angriffspunkte und Erklärungen zu liefern imstande ist, und damit eine fruchtbare Aera für das Eingreifen des Experimentes angebahnt hat.

Ueber die bei der Vererbung blastogener und somatogener Eigenschaften anzunehmenden Vorgänge.

Von

Wilhelm Roux.

Inhaltsübersicht.

I. Vererbung „blastogener“ Variationen.

Die Vererbung im Keime, sei es im Ei oder Spermatosoma oder schon in den Ureiern und Ursamenzellen etc. entstandener, also blastogener neuer Eigenschaften, bietet bei der Continuität des Keimplasma O. Bütschlis, Nußbaums und A. Weismanns, wie allgemein angenommen wird, keine Schwierigkeiten dar, sie macht keine besonderen Vorgänge erforderlich[1]). Das einzige anerkannte, aber in seiner Schwierigkeit auch nicht genügend gewürdigte Erfordernis ist, daß jede neue „vererbbare Variation“ oder „Mutation“ gleich wie alle anderen stofflich vertretenen entwickelungstätigen Eigenschaften des Keimplasma durch die Assimilationstätigkeit des Keimplasma in vollkommener Weise reproduziert werden kann.

Diese vollkommene Assimilationsfähigkeit ist unbedingt nötig[2]), da zur Vermehrung der Lebewesen die Keimsubstanz selber vermehrt werden muß, denn es müssen viele neue Eier und noch viel mehr neue Samenkörper gebildet werden. Also nur vollkommen assimilationsfähige Keimplasmavariationen sind vererbungsfähig.

Unter „vererbungsfähiger“ Variation des Keimplasma verstehen wir eine allein durch die eigene Tätigkeit des Keimplasma außer auf mehrere direkt aus ihm gebildete Individuen, auch auf neue Generationen übertragbare neue Eigenschaft desselben.

Die kurze Bezeichnung: „Assimilationsfähigkeit einer Variation“ soll hier nicht bedeuten, daß die neue Variation, also der variierte Teil der Keimsubstanz für sich allein der „Selbstassimilation“ fähig sein müsse, wie es allerdings Weismann vertritt, sondern es ist damit zu rechnen, daß vielleicht auch ganz andere, als die diese Keimesvariation direkt determinierenden Teile bei ihrer assimilatorischen Vermehrung mitwirken.

Wie ich denn vor längerer Zeit (1892) ausgesprochen habe, daß es „Selbstassimilation“ im streng analytischen

---

[1]) Wir werden unten sehen, daß auch ohne diese Continuität des Keimplasma bei einer im Jahre 1881 von mir gemachten Annahme alles das im Folgenden Erörterte ebenfalls möglich ist.

[2]) Siehe Roux in: Göttinger gelehrte Anzeigen 1886, Nr. 20, S. 807, oder in: Gesammelte Abhandlungen über Entwickelungsmechanik der Organismen. Leipzig 1895. Bd. I, S. 452, Bd. II, S. 62. Dieses Werk wird weiterhin kurz als Ges.-Abh. citiert.

Sinne, in dem Sinne, daß jeder einzelne Teil ihm selber Gleiches bilde, nicht geben kann[1]). Jeder einzelne Unterteil einer assimilationsfähigen Substanz muß an der Bildung von anderen, also ihm nicht gleichenden Teilen beteiligt sein; und erst ein ganz bestimmter Complex verschiedener Teile, ein Assimilationscomplex[2]) produciert wieder denselben Complex. Es ist denkbar, daß vielleicht sogar erst das ganze Keimplasma wieder ein ganzes Keimplasma produziert, statt daß etwa einige oder mehrere Assimilationscomplexe durch Summierung das ganze Keimplasma darstellen. Doch sprechen manche Vererbungstatsachen für die Existenz einzelner kleiner Assimilationscomplexe im Keimplasma.

Ist die Variation des Keimplasma eine rein chemische, dann muß die chemische Assimilation die Vermehrung vollbringen; diese ist „prinzipiell" nicht sehr schwer vorstellbar, da die Flamme auch schon chemisch vollkommen assimiliert und wir diesen Vorgang genau kennen. Ist die Variation des Keimplasma dagegen eine gestaltliche, dann ist die von mir als etwas ganz Besonderes unterschiedene morphologische Assimilation nötig. Obschon diese ebenso verbreitet im Organischen ist, wie die chemische, stellt sie doch einen ungeheuer schwierig vorstellbaren Vorgang, ja eines der schwierigsten organischen Grundprobleme dar.[3])

Es ist nun aber durchaus nicht nötig und keineswegs als selbstverständlich zu erachten, daß etwa, weil das typische Keimplasma vollkommen assimilationsfähig ist, eo ipso auch jede Variation desselben assimilationsfähig sein müsse. Im Gegenteil ist anzunehmen, da diese Assimilation eine ganz besondere, überaus komplizierte Leistung sein muß, daß daher die Mehrzahl der vorkommenden Keimplasmavariationen nicht assimilationsfähig, also auch nicht vererbbar ist, sowie daß diese Mehrzahl gar nicht bei der Bildung neuer Individuen zur Betätigung gelangt, oder daß dies bloß bei der Bildung desjenigen Individuums

---

[1]) Ziele und Wege der Entwickelungsmechanik. Merkel-Bonnets „Ergebnisse der Anat.- und Entw.-Gesch. Bd. II, 1892, S. 432, oder Ges.-Abh. II, S. 79.

[2]) Vorträge und Aufsätze über Entwickelungsmechanik der Organismen. Herausgegeben von W. Roux. Vortrag I, Die Entwickelungsmechanik, ein neuer Zweig der biolog. Wiss. von W. Roux. 1905, S. 120. Dieses Buch wird weiterhin kurz als Vortr. I citiert.

[3]) Ges. Abh. I., S. 223, II., S. 80 und 1021.

geschieht, in dessen Ei oder Samenkörper diese Variation entstanden war.*)

Ist eine Keimplasmavariation zwar im allgemeinen Wege der Assimilation vermehrungsfähig, wird sie aber dabei in der Qualität nicht vollkommen erhalten, so führt die Alteration der Assimilation zur Bildung einer neuen Qualität, die wieder aussterben wird, sofern sie selber nicht zufällig in ihrer Qualität vollkommen durch Assimilation erhaltungsfähig ist.

Wenn aber auch die vollkommene Assimilationsfähigkeit einer neuen Keimplasmavariation vorhanden ist, dann ist die Vererbungsfähigkeit noch lange nicht erreicht.

Denn die neue Variation muß zweitens auch, was bisher übersehen war, durch Selbstregulationen sowohl in ihrer eigenen Beschaffenheit wie in ihrer Assimilation gesichert sein.[1]) Bei der weichen Beschaffenheit des Materiales und den mechanischen Einwirkungen von sich teilenden Nachbargebilden etc., bei den chemischen Variationen der Ernährung, bei den Schwankungen der Temperatur, die auch bei Warmblütern wenn auch in geringem Masse vorkommen, muß auch für alle Leistungen des Keimplasmas, ja für diese am meisten die Sicherung durch gestaltliche resp. chemische Selbstregulationen nötig und vorhanden sein, wie ich denn die Selbstregulation in allen Lebensleistungen für ein universelles und ganz spezifisches, den Anorganen gegenüber äußerst charakteristisches Vermögen der Lebewesen erkannt und aufgestellt habe.[2])

*) Anmerkung: Von der Mischung der elterlichen Variationen des Keimplasmas sehen wir hier gleichfalls ab. Es ist aber wiederum nicht selbstverständlich, daß die Mischung zweier etwas verschiedener assimilationsfähiger Keimplasmen eo ipso in diesen Verschiedenheiten assimilationsfähig sein müßte. Bei der geschlechtlichen Vermehrung ist in dieser nochmaligen Erwerbung von Assimilationsfähigkeit noch eine für die Möglichkeit der Vererbung des Neuen zu erfüllende Bedingung enthalten. Die Tatsachen der Vererbung bekunden aber lehrreicher Weise, daß diese Bedingung oft erfüllt wird, also leicht erfüllt werden kann; ebenso leicht bei einander ähnlichen Keimplasmavariationen, z. B. bei der Hyperdactylie beider Eltern in Barfurths Experimenten, seltener bei Bastardierung.

[1]) 1892. Siehe Ges.-Abh. II, S. 81 und I, 224.

In denjenigen Fällen von Kammerer und Anderen, in denen die induzierten Alterationen nach dem Aufhören der äußeren Einwirkungen bloß einige Generationen anhielten, also nur kurze Zeit erblich waren, kann dies darauf beruhen, daß noch die Sicherung durch Regulationen fehlte.

[2]) Der Kampf der Teile im Organismus. Leipzig, 1881, S. 222—230 oder Ges.-Abh. I, S. 400—416. Beitrag I zur Entwickelungsmechanik des

Drittens muß die neue stoffliche Variation, da sie Nahrung und Platz braucht, sich auch im Kampf unter ihres Gleichen, also im Kampfe der ihr gleichwertigen lebenstätigen Teilchen erhalten können. Ich habe im Jahre 1881 außer dem „züchtenden“ Kampf der Zellen, Gewebe und Organe auch den entsprechenden Kampf der kleinsten noch lebenstätigen also assimilirenden und sich teilenden Teilchen der Zellen, der lebenstätigen Molekel [1]) als eine Notwendigkeit dargetan und seine züchtenden Wirkungen geschildert. [2])

Embryo. Zeitschrift für Biologie, Bd. 21, München, 1885, S. 491 oder Ges.-Abh. II, S. 217 und Roux W. Ueber die Selbstregulation des Lebewesens. Arch. f. Entwickelungsmechanik, Bd. 13, S. 610—650, 1902. Zusammenfassendes Autoreferat.

Ich betone, daß diese elementare Selbstregulation auch in ihren gestaltlichen Leistungen etwas ganz anderes ist, als die angebliche direkte Anpassung des Lamarckismus, soweit diese der Zahl und Qualität nach neue Organe bildet, die zudem durch die aktive Tätigkeit des „Bedürfnisses“ hervorgebracht werden sollen. Die von mir vertretene elementare Selbstregulation gleicht hauptsächlich nur die Wirkung von Störungen aus und erhält so die Konstanz der Spezies etc. und bildet außerdem als funktionelle Anpassung vorhandene Organe durch andere Gebrauchsweise allmälig um. Nur dies letztere Geschehen bildet auch einen Teil des Lamarckismus und zwar nur, wenn resp. soweit es vererblich ist.

[1]) Sie wurden später auch Biophoren, Ide, Idioplasma, Plasomen, Biogen, Pangene etc. genannt; ich zerlegte sie 1892 (loco cit.) in Isoplassonten, Autokineonten, Automerizonten, Idioplassonten und fügte ihnen 1910 das Psychoplasson als Höchstes hinzu. (Siehe: Ziele und Wege etc. 1892, S. 436 oder Ges. Abh. II., S. 84 sowieferner Arch. f. Entwicklungsmechanik Bd. 29, S. 385, 1910, in der Besprechung von M. Rubners Werk: Kraft und Stoff im Haushalt der Natur).

[2]) Der Kampf d. Teile, 1881, S. 73—87, oder Ges. Abh. I., S. 231—251.

Dieser „züchtende“ Kampf der Teile scheint etwas schwer Vorstellbares zu sein. Denn einer der bekanntesten Biologen sagt noch im Jahre 1906 (O. Hertwig Allgem. Biologie S. 620): „Daß man durch Redewendungen, wie Kampf der Teile im Organismus, Intraselektion, Histonalauslese, Germinalauslese in dem Verständnis organischer Naturprozesse um keinen Schritt vorwärts kommt, scheint mir offen zutage zu liegen. Man erfährt hiedurch von dem, was sich im Organismus abspielt, nicht mehr, als der Chemiker von dem Zustandekommen einer chemischen Verbindung erfahren würde, wenn er sich mit der Formel eines „Kampfes der Moleküle im Reagenzglas“, als einem chemischen Erklärungsprinzip zufrieden geben wollte.

Ich habe diesem Einwand gegenüber schon 1902 (Arch. f. Entw-Mech. Bd. 13, S. 642, in: Über die Selbstregulation der Lebewesen) darauf hingewiesen, daß ich durch die Lehre vom Kampfe der Teile nicht zeigen

Dieses sich Bewähren im Kampf der Teile muß nun auch für die neuen Variationen des Keimplasmas nötig sein, wie Aug. Weismann bereits erklärt hat, als er den Kampf der Teile auf das Keimplasma anwandte und aus der Besonderheit des Keimplasmas als Germinalselektion noch einige für seine Theorie der Artbildung wichtige Wirkungen ableitete.

Viertens muß, wie ich weiterhin hinzufüge, die neue Eigenschaft derartig sein, daß sie erstens andere nötige Strukturen und Vorgänge des Keimes nicht stört, und daß zweitens Störung nötiger Vorgänge auch nicht im Laufe der ontogenetischen Entwicklung geschieht, was ersteres, bevor sie aktiviert ist, und letzteres, nachdem sie aktiviert ist, möglich wäre.*)

*) Anmerkung: Ursache und wahre Bedeutung des **„Biogenetischen Grundgesetzes.“** Da frühzeitig in der Ontogenese aktivierte Keimplasmavariationen früher in den Lauf der Entwickelung eingreifen, so werden sie auch den in der Phylogenese durch Personalauslese gesicherten Bestand tiefer greifend alterieren, als erst später aktiv werdende Variationen; sie werden daher leicht bereits lange Bewährtes, Gezüchtetes zu sehr abändern, es stören und damit die Dauerfähigkeit des Individuums aufheben. Es konnten also zumeist bloß solche neuen Variationen des Keimplasmas in der Phylogenese sich aufspeichern, welche erst am Ende der jeweiligen Ontogenese „entwickelt“, „expliziert“ werden. Damit werden also die früheren Erwerbungen nicht bald und nicht sehr abgeändert, sondern sie blieben zumeist erhalten, und das Neue wurde in der Ontogenese fast immer hinten angereiht. Ich habe daher 1886 (Göttinger gel. Anzeiger Nr. 20, S. 801—804 oder Ges. Abh. I., 443—447 II, 71) schon darauf hingewiesen, daß diese Notwendigkeit der Grund ist, daß die Gestaltungen der Ontogenese und ihre Reihenfolge der Hauptsache nach die Phylogenese wiederholen, daß dies also der wahre Grund des sogenannten biogenetischen Grundgesetzes ist. Demnach ist dieses sogenannte Gesetz kein Gesetz, keine Bezeichnung beständigen ausnahmslosen Wirkens bestimmter (biogenetischer, also „lebenbildender“) Faktoren; sondern die ihm zu Grunde liegenden Tatsachen bilden nur eine Regel, die durch das nötige Sicherhalten und Sichbewähren bedingt ist. Die

---

wollte, was alles im Organismus sich abspielt, wohl aber einen Teil dessen; und da es sich um Nahrung und Raum brauchende „Selbsterhaltungsgebilde“ handelt, zeigte ich was für Qualitäten derselben „übrig bleiben“, „dauerfähig“ sein können. Damit habe ich mich aber nicht „zufrieden gegeben“; sondern ich habe danach sogleich gezeigt, auf welche Art die notwendigerweise siegende, übrigbleibende Gewebsqualität, welche NB. „durch den funktionellen Reiz trophisch erregt wird“, die unendlich vielen verschiedenen sogenannten zweckmäßigen Gestaltungen hervorzubringen vermag.

Die neue Variation muß also zumeist so sein, daß sie erst am Ende der Ontogenese aktiviert wird und also der ontogenetischen Rekapitulationsregel entspricht. Nur selten wird es zufällig sich so treffen, daß früher aktivierte und entsprechend die Organisation tiefgreifend verändernde Variationen die Dauerfähigkeit des Individuums erhöhen statt sie herabsetzen, wie dies ja auch nur in den relativ wenigen Fällen der Bildung neuer Stämme und Klassen etc. geschehen ist.

Fünftens muß die neue Variation in den Mechanismus der, für die Vermehrung der Keimzellen in ganz besonderer Vollkommenheit nötigen von mir sogen. „qualitativen Halbierung“ der Zelle, sowohl des Zelleibes wie des Zellkerns, und damit letzteren Falles auch in die indirekte Kernteilung, einbezogen werden, was ich gleichfalls als eine besondere Erwerbung auffasse. Ohne dies würde die neue Variation wieder nur im ersten Individuum wirken und bereits bei den Geschwistern desselben sowie in der nächsten Generation fehlen.*)

Zur Vererbung einer Keimplasmavariation, also zu einer sogenannten Mutation sind somit erforderlich:

1. ihre „vollkommene“ Assimilationsfähigkeit durch das Keimplasma,

---

Tatsache dieser somit nur **ontogenetischen Rekapitulationsregel** erfahren dadurch natürlich keine Einschränkung. Diese Regel erstreckt sich auch auf die Aktivierung der hier zu erörternden, erblichen Keimplasmavariationen. (Siehe auch S. 309 Anm. 2.)

*) Anmerkung: Auch schon für die Vererbung einer nicht durch Vererbung im Soma neu aufgetretenen sondern durch irgend eine Einwirkung auf dasselbe entstandenen Zelleigenschaft innerhalb dieses Soma, also für die Übertragung der neuen Eigenschaft einer bereits mehr oder weniger differenzierten Zelle auf ihre Nachkommen im selben Individuum, die wir als interzelluläre speziell **intrapersonelle Vererbung** der anderen interpersonellen oder germinalen Vererbung gegenüber stellen wollen, sind vier dieser Bedingungen: vollkommene Assimilation, Erhaltung durch Selbstregulation gegen Alteration, Erhaltung unter den Wechselbeziehungen der gleichwertigen Bionten sowie Einbeziehung in den Mechanismus der qualitativen Halbierung bei der Zellteilung erforderlich. Bloß die Nichtstörung der Ontogenese fällt hier fort; wenigstens würde solche Störung, wie sie z. B. bei den bösartigen Tumorzellen (Carcinom, Sarkom) vorkommt, nicht die intrapersonelle Vererbung dieser Zelleigenschaft an sich aushließen, da diese Qualitäten erst nach vielfacher Vermehrung dieser Zellen für das Individuum tödtlich werden.

2. die Sicherung ihrer Qualität durch Selbstregulationen,

3. ihr Sichbewähren im Kampfe um Nahrung und Raum unter Bionten gleicher Ordnung,

4. ihr Nichtstörendwirken auf die Entwickelung der anderen Teile und damit zumeist ihre Aktivierung und Entwickelung erst am Ende der Ontogenese (entsprechend dem sogenannten biogenetischen Grundgesetz, richtiger der „ontogenetischen Rekapitulationsregel"),

5. ihre Einbeziehung in den Mechanismus der qualitativen Halbierung des Kerns, resp. des Zelleibes der Keimzelle.

Eine vererbungsfähige Keimplasmavariation hervorzubringen ist also keineswegs ein einfaches, sondern ein überaus kompliziertes Geschehen. Wir können daraus wohl schließen, daß nur relativ wenige der jedenfalls unendlich vielen im Laufe der Zeiten aufgetretenen Keimplasmavariationen vererbbar waren. Das Vorkommen von vererblichen Variationen bekundet aber doch die Möglichkeit dieses komplizierten Geschehens.

Anderseits kann es auch Kategorien von Fällen geben, in denen diese fünf Spezialbedingungen leichter gemeinsam erfüllbar sind, wie es z. B. bei der (wenigstens teilweise nach Mendels Regeln erfolgenden) Mischung der elterlichen Merkmale der Fall ist.

II. Vererbung „somatogener" Variationen.

A. Nötige Hauptarten des Geschehens.

Wenn wir nun zur Vererbung vom Soma erworbener Eigenschaften oder, kürzer gesagt, zur „somatischen Induktion" übergehen, so behandeln wir hier nur die Vermehrung der Lebewesen durch Keimzellen (Eier und Spermatosomen).

Unter Vererbung „somatogener" oder „vom Soma erworbener" oder kurz (NB. zu kurz) bloß sogenannter „erworbener" Variationen ist zu verstehen die Übertragung der durch irgend welche äußere oder innere (NB. nichtererbte) Einwirkung im Soma entstandenen Veränderung auf die Nachkommen, also auf die folgenden Generationen, ohne daß die primären alterierenden Einwirkungen auch auf die Keimzellen oder auf die Nachkommen entsprechend verändernd wirken.

Dazu ist nötig, daß jede vererbungsfähige neue Eigenschaft des mehr oder weniger weit entwickelten Individuums, das wir

mit A. Weismann kurz als Soma bezeichnen, auf das generative Keimplasma übertragen also sekundär zu einer blastogenen Eigenschaft in dem Keimplasma werde und dabei zugleich den vorstehend aufgestellten fünf Bedingungen entspreche.

In dem am Schluße unserer Darlegungen erörterten Falle, daß das wirklich entwickelte Soma, also die differenzierten Zellen des Körpers das Keimplasma erst bildeten, es wirklich produzierten, wie man sich das vor Weismann allgemein dachte, läge schon Vererbung, Übertragung somatischer Eigenschaften auf Keimplasma, und zwar jedenfalls während der Produktion desselben, also nicht auf schon vorhandenes Keimplasma vor.

Es hätte dann natürlich keinerlei besondere Schwierigkeiten, daß dabei auch ganz neue, erst jüngst vom Soma erworbene Eigenschaften mit den alten bereits vererbten übertragen würden.

Nach Weismanns Kontinuität des Keimplasma dagegen handelt es sich bei der Vererbung somatogener Eigenschaften um die Übertragung der neuen somatischen Eigenschaften auf schon vorhandenes, den Grundstock des ganzen bereits Überlieferten „implicite" darstellendes Kleinplasma.

Indem wir im Nachstehenden uns vorzustellen suchen, was zu diesem letzteren Vorgange für Hauptarten des Geschehens nötig sein müssen, sehen wir ganz davon ab, ob die Vererbung somatogener Eigenschaften als bereits erwiesen oder als strittig beurteilt wird.

Da ich seit 1881 behufs Ableitung der Regeneration annehme, daß in den zur Regeneration und zur sonstigen gestaltlichen Regulation fähigen somatischen Zellen neben dem den normalen Lebensfunktionen dienenden Teile des Zellkerns noch Vollkeimplasma, sogenannte „Reserveidioplasson" oder „Regenerationsplasson" in diesem enthalten ist, so haben wir im Folgenden von diesem somatischen Keimplasma das die Vermehrung der Lebewesen bewirkende generative Keimplasma oder Generationsplasma zu unterschieden. Das letztere beschäftigt uns zunächst allein.*)

---

*) Anmerkung: Ich sagte in der Schrift über den Kampf der Teile (1881) S. 177 auch: „Wohl aber deuten manche Tatsachen, besonders die hohe Regenerationsfähigkeit darauf hin, daß hier die Zellen nicht durch und durch an ihre spezifische Funktion angepasst sind, sondern daß jede Zelle, sei es im Kern oder im Protoplasma, noch einen

Die zur Vererbung geeignete Übertragung der somatischen Veränderung auf das generative Keimplasma muß natürlich in solcher Weise geschehen, daß dieses Keimplasma nach seiner Aktivierung in dem aus ihm gebildeten Individuum wieder die neuen Merkmale am gleichen Ort und in gleicher, wenn auch vielleicht in etwas abgeschwächter Art, mindestens aber die Disposition dazu hervorbringt, ohne daß die frühere primäre Ursache der Variation noch mitwirkt.

Wir erörtern hier rein theoretisch nur das deductiv ableitbare „Nötige" solchen Vererbungsgeschehens.

Dieses als nötig anzunehmende Geschehen habe ich im Jahre 1881, als ich die organische Gestaltung noch für Gestaltung aus rein chemischen Prozessen hielt [1]), in nur zwei Arten eingeteilt. Ich sagte (loco cit. p. 213): „Durch die Zurückführung (NB. vom Soma) erworbener Formänderungen auf chemische Aenderungen und durch deren leichtere Uebertragbarkeit auf den Samen und das Ei in dem chemischen Stoffwechsel, welcher zwischen ihnen und dem Vater, resp. der Mutter stattfindet, wird das „Problem" der Vererbung als solches aufgehoben und die Erscheinung auf ein allge-

---

Rest wirklichen embryonalen Stoffes enthält, welcher in Tätigkeit tritt, sobald und so weiter nicht mehr durch den Widerstand der physiologischen Umgebung daran gehindert wird." Später nannte ich diesen Stoff Reserveidioplasson und ließ ihn im Zellkern lokalisiert sein.

Weiteres siehe Kampf der Teile 1881. S. 178 oder Ges. Abh. I, S. 344 sowie II, S. 450, 877, 897, 905.

Die Annahme von Vollkeimplásmen in den Körper-Zellen ist in verschiedener Form in die Theorien Anderer (Naegeli, A. Weismann, C. Weigert, O. Hertwig u. A.) übergegangen und wird auch von vielen Pathologen vertreten. Vergleiche hierzu ferner R. Goldschmidts Lehre (Zool, Jahrb. Bd. 21, 1904) vom Dualismus der Kernsubstanz bei den Metazoen, die ihn zu folgendem Ergebnis führte: „Jede tierische Zelle ist in ihrem Wesen doppelkernig: sie enthält einen somatischen und einen propagatorischen Kern. Ersterer steht den somatischen Funktionen vor. Der propagatorische Kern enthält vor allem die Vererbungssubstanzen. Die beiden Kernarten sind gewöhnlich in einem Kern vereinigt." Der propagatorische Kern entspricht also meinem „Reserveidioplasson" des Kerns, während dagegen der somatische Kern nach meiner Auffassung nicht bloß den „Erhaltungsfunktionen" (NB. der Teile für die Erhaltung des Ganzen) sondern auch den „typischen" Gestaltungsfunktionen dient.

[1]) Kampf der Teile, 1881, S. 55—61 oder Ges. Abh. I, S. 208—213.

meines Problem, das der Gestaltung aus chemischen Prozessen, welches die Grundlage der ganzen Biologie ist, zurückgeführt. Neben diesem Problem bleibt dann noch das speziellere Problem der successiven chemischen Aenderung im Ei, der chemischen Entwickelung des Eies, aus welchem sich dann die successive formale Entwickelung nach dem ersten Prinzipe von selber ableitet."

Danach erkannte ich aber bald, daß die rein chemische Determination der Entwickelung in der Keimsubstanz unmöglich ist, daß für die überaus complicierten typisch reproducierten und vielfach aus demselben Gewebe (Muskel-, Knochengewebe) hergestellten verschiedenen Organe eine „physikalische" Struktur nötig ist, daß die Vererbungssubstanz in erster Linie eine typische, wenn auch unsichtbare „physikalische" Struktur haben muß, die ich mir zunächst allerdings noch sehr einfach vorstellte. [1])

Auch A. Weismann wies frühzeitig auf die physikalische Natur der Vererbungssubstanz hin. In letzter Zeit aber sind mehrere Autoren bes. physiologische Chemiker wieder dafür eingetreten, daß alles Lebensgeschehen chemisch determiniert sei. Dem bin ich neuerdings entgegengetreten. [2])

Die chemische Uebertragung auf den Keim, die so leicht vorstellbar ist, ist mit der Existenz einer physikalischen Vererbungsstruktur als unzureichend zur alleinigen Vererbung der formalen Charaktere zu beurteilen, wenn schon an der besonderen typischen Betätigung der physikalischen Struktur auch chemische Wirkungen einen wichtigen, also gleichfalls „typische Gestaltung" „determinierenden" Anteil haben, wie wir das an den von dem Inhalt der Keimdrüsen abhängigen secundären Geschlechtscharakteren [3]) und den sonstigen in den letzten Jahren entdeckten Hormonen Starlings sehen.

Dementsprechend formulierte ich (1882) das nötige Vererbungsgeschehen trotz noch rein epigenetischer Grundauf-

---

[1]) Ges. Abh. I, S. 208, 332, 406, Arch. Entw.-Mech. Bd. IV, S. 340, 481.

[2]) Vortrag I, 1905, S. 118, 124 u. Arch. Entw.-Mech. Bd. 23, S. 353.

[3]) Roux Beitrag I z. Entw.-Mech., S. 1885. Zeitschr. f. Biologie, München 1885, Bd. 21, S. 523 od. Ges. Abh. II, S. 254.

fassung bereits erheblich anders:[1]) „Infolge der Einfachheit der direkten Fortpflanzungskörper muß jede von den Eltern im Stadium der begonnenen oder vollendeten Entwickelung, genau genommen schon jede nach der ersten Teilung des befruchteten Eies „erworbene" Eigenschaft bei der Uebertragung auf das Ei, resp. auf das Spermatosoma in eine nicht differenzierte Qualität verwandelt werden. Diese „Zurückverwandlung" des „**Explicitum**" in ein Einfaches, Unentwickeltes, in ein **Implicitum** muß als das Wesen und damit als das eigentliche Problem der Vererbung betrachtet werden, sofern es überhaupt Uebertragung „erworbener", das heißt im Zustande der Differenzierung erlittener Veränderungen gibt. Dies ist bisher in den bezüglichen Arbeiten übersehen worden. Ist die Entwickelung die Hervorbildung des morphologisch und qualitativ Mannigfachen aus dem morphologisch (und auch qualitativ?) Einfachen, so ist umgekehrt diese Vererbung die Bildung des morphologisch u. s. w. Einfachen aus dem Mannigfachen. Der Kern dieser in einem Jahresberichte versteckten Aeußerung wurde in dem Artikel über „Ziele und Wege der Entwickelungsmechanik" [2]) und noch an anderer Stelle reproduziert. [3]) Sie blieb trotzdem fast unbekannt.

A. Nötige Hauptarten des Geschehens bei der Vererbung somatogener Variationen.

Das anzunehmende Vererbungsgeschehen ist in folgende drei Hauptarten einzuteilen, die wir dann im einzelnen zu erörtern haben werden. In:

1. die Translatio hereditaria, die Uebertragung einer Veränderung des mehr oder weniger weit entwickelten Individuums, also des Soma, auf den Keim;

2. die Implikation oder blastoide Metamorphose, die Umwandlung der neuen Eigenschaft des mehr oder weniger

---

[1]) W. Roux in Jahresber. d. Anat. u. Physiol. v. Hofmann & Schwalbe, Bd. X, Abt. I, S. 396, 1882.

[2]) Merkel-Bonnet, Ergebn. d. Anat. u. Entw.-Gesch. Bd. II, 1892, S. 419, oder Ges. Abh. über Entw.-Mech. Bd. II, S. 61.

[3]) Ges. Abh. Bd. I, S. 214, 1895 und Vortrag I über Entw.-Mech., 1905, S. 147, 157, 173, 218, 31 u. 39.

entwickelten Soma in eine dem Keimplasma entsprechende Beschaffenheit;

3. die blastogene Insertion oder die „keimbildende Einfügung“ der neuen Determinationen an die geeignete Stelle des Keims.[1])

1. Die Translatio hereditaria.

Die nötige Translatio hereditaria[1]) schließt das erste große Rätsel des Geschehens der Vererbung somatogener Variationen ein. Sie ist natürlich von allen Autoren, die für die Tatsächlichkeit dieses letzteren Geschehens eingetreten sind, als nötig erkannt worden. Aber niemand hat es erklärt. Manche Autoren sind geneigt, dies Geschehen einfach als durch ein Naturgesetz festgelegt aufzufassen, wofür aber jede sachliche Unterlage fehlt. Da außerdem das spezielle Geschehen in jedem speziellen Falle ein anderes sein muß, so wäre es mit einer solchen Formulierung nicht getan, selbst wenn das Geschehen sicher erwiesen wäre, sondern es müßte stets noch die Art desselben und deren Faktoren ermittelt werden.

Die Uebertragung chemischer Stoffe ist, wie oben erwähnt, leicht vorstellbar; aber es ist keine Garantie dafür gegeben, daß alle in den Organen gebildeten Stoffe erstens unverändert in die Blutbahn gelangen, also den Keimzellen zugeführt und zweitens von diesen aufgenommen werden. Für die Uebertragung lokalisierter gestaltlicher Veränderungen des Soma fehlt uns dagegen jegliches Vorstellungsvermögen; sie wäre unvorstellbar, selbst wenn direkte Nervenbahnen vom Soma zum Ei oder zur Spermatogonie gingen.

Das direkte experimentelle Beweismaterial für dieses Geschehen, das in den sehr verdienstlichen Versuchen von Kammerer, Przibram, Guthrie u. a. besteht, bedarf bei der überaus schwierigen komplizierten Sachlage und bei der fundamentalen Wichtigkeit noch sehr der Vermehrung und der kritischen Prüfung.[2])

Daher seien hier noch einige Beobachtungen mitgeteilt, welche wenigstens sehr enge Beziehungen zwischen dem Soma

---

[1]) Den Namen Translatio gebrauchte ich erst später (Gesam. Abh. II, S. 61 und 1023). Das Beiwort hereditaria ist erst hier hinzugefügt, um den Terminus bezeichnender zu machen.

[2]) Genaueres siehe in R. Semons neuester Schrift: Der Stand der Frage nach der Vererbung erworbener Eigenschaften. Fortschr. d. naturwiss. Forschung, Bd. II, 1910.

und den Keimdrüsen bekunden. Ich erwähne den Befund von Haeckers Schüler J. Schiller[1]), daß bei Cyclops nach teilweiser Amputation der Antennen und der Furca, also von Teilen der Soma, der Kernteilungsmodus der Ovidukteier und sogar der in den Eisäcken befindlichen Eier mehr oder weniger stark beeinflußt wird, indem die Chromosomen eine gedrungene, körnchenförmige oder bläschenförmige Gestalt sowie unregelmäßige Gruppierung darboten, und später die Furchungszellen eine Tendenz zur „Framboisia embryonalis“ Roux' zeigten. Schiller nimmt an, daß die Veränderungen in den Keimzellen durch Stoffwechselstörungen hervorgerufen werden, welche ihrerseits durch die somatischen Verletzungen verursacht wurden.

Ferner sind zu nennen die überraschenden Beobachtungen von Ceni[2]), welcher nach betäubenden Schlägen auf den Kopf von Hunden, von denen die Tiere sich nach einem halben Tag wieder ganz erholten und wieder vollkommen munter wurden und es dauernd blieben, gleichwohl nach 20 Tagen eine akute Atrophie der Hoden beginnen sah, die im Laufe von 2 Monaten zu vollkommenem Schwund des spezifischen Epithels der Hodenkanälchen führte. Nach einigen Monaten trat aber wieder Regeneration ein; wie bei meiner Behandlung der Froschembryonen mit Borsäurelösung, wonach lokalisierte Framboisia embryonalis: Rundung und Abfall der Epithelzellen der Medullarplatte resp. des Medullarrohres, also vorübergehend Amyelie stattfand aber mit nachfolgender vollkommener Regeneration. [3]) Weitere Beispiele, von G. Klebs, Blaringhem an Pflanzen, siehe bei Semon Seite 32—34.

Daß also sehr innige, früher nicht geahnte gestaltliche Beziehungen zwischen Keim und Soma stattfinden, ist sicher. Diese jetzt erkannten Beziehungen sind aber allerdings ganz andere, als die oben angenommenen, zur Vererbung somatischer Veränderungen nötigen drei Vorgänge.

---

[1]) J. Schiller über die künstliche Erzeugung „primitiver“ Kerneilungsformen bei Cyclops. Arch. f. Entw.-mech., Bd. 27, S. 593 u. f.

[2]) Ceni, C. L'influence des centres corticaux sur les phénomènes de la génération et de la perpétuation de l'espèce. Recherches expérimentales. Arch. Ital. de Biolog. T. 48. Fasc. I. Turin, 1907.

Derselbe. Sur les rapports fonctionnels internes entre le cerveau et les testicules. end. loco. T. 49. Fasc. 3. 1908. p. 388—374.

[3]) Ges. Abh. II, 152, 887.

2. Die „Implikation“ oder blastoide Metamorphose.

Der zweite nötige Hauptvorgang ist die Überführung der „entwickelten“, also „expliziten“ neuen Eigenschaft des Soma in eine dem Keimplasma adaequate Beschaffenheit; dieses Geschehen kann blastoide Metamorphose oder, wie ich früher schon dafür (s. o. S. 281) sagte, Implikation heißen.[1])

Diese Umbildung hängt natürlich in ihrer Art und Weise ganz von der spezifischen Beschaffenheit des generativen Keimplasmas ab.

Diese Beschaffenheit können wir nicht sehen; wir können nur auf Umwegen aus ihren Leistungen auf sie schließen. Sie muß wesentlich verschieden sein, je nachdem die individuelle Entwickelung, also die Ontogenese, durch Evolution oder Epigenese oder durch Kombination beider sich vollzieht.

Je nach der Realität dieser drei Fälle muß die auf das Keimplasma in vererbungsfähiger Weise zu übertragende somatogene „entwickelte“ Eigenschaft in ganz verschiedener Weise metamorphosiert werden.

Wir müssen uns also ein Urteil über den Anteil der Evolution und der Epigenese an der Ontogenese bilden und haben damit in einer viel diskutierten Streitfrage Stellung zu nehmen.

Definitionen der Evolution und Epigenesis, der Neoevolution und Neoepigenesis, der Praeformatio und Neopraeformatio.

Die Begriffe Evolution und Epigenese werden jetzt fast allgemein in ganz anderem Sinne als zu Zeiten von Bonnet und C. Fr. Wolff gebraucht. Diese neuen Definitionen habe ich im Jahre 1885 in der Einleitung zum ersten Beitrag zur Entwickelungsmechanik auf Grund causaler Analyse eingeführt und habe danach anorganische Beispiele für jede dieser Arten des Geschehens und für ihre Kombination gegeben.

C. Fr. Wolff zeigte bekanntlich, daß das Ei anfangs ganz einfache „sichtbare“ Formen darbietet, und daß von da aus

[1]) Im Jahre 1882 habe ich nur die bei neoepigenetischer Entwickelung nötige Zurückverwandlung als Implikation bezeichnet. 1905 aber (Vortrag I, S. 147, 218) nannte ich die in beiden Fällen nötige Umbildung so. Wir unterscheiden daher nachstehend neoepigenetische und neoevolutianistische Implikation.

immer neue sichtbare Formen gebildet werden. Er schloß daraus irrtümlich, daß der Keim eine homogene einfache Substanz sei, daß von dieser wirklich einfachen Grundlage aus die große sichtbare Mannigfaltigkeit erzeugt werde und nannte diese Produktion von sichtbarer Mannigfaltigkeit Epigenesis.

In der erwähnten Einleitung äußerte ich mich folgendermaßen. [1])

„Unter „Entwickelung" selber verstehen wir, den Begriff in seiner gewöhnlichen Bedeutung gefaßt, das Entstehen von wahrnehmbarer Mannigfaltigkeit. In der Wahrnehmbarkeit der entstehenden Mannigfaltigkeit enthält dieser Begriff ein menschlich subjektives Moment, welches uns bezüglich weiterer Einsicht nötigt, ihn selber in zwei verschiedene Teile zu zerlegen. In die **wirkliche Produktion von Mannigfaltigkeit** und in die bloße **Umbildung** von nicht wahrnehmbarer Mannigfaltigkeit in wahrnehmbare, sinnenfällige." [2])

„Die so unterschiedenen beiden Arten von Entwickelung stehen in einem Verhältnisse zu einander, welches an die alten Gegensätze der Epigenesis und der Evolution erinnert, also an die Alternative einer Zeit, in der es die Aufgabe und alleinige Möglichkeit war, zunächst die geformten Produkte der Bildungsvorgänge, die äußerlich sichtbaren Formwandlungen festzustellen. Bei dieser „deskriptiven" Untersuchung der formalen Entwickelung trug die Epigenesis, die sukzessive Bildung neuer Formen den vollkommenen Sieg über die Evolution, über die bloße Wahrnehmbarwerdung von vornherein vorhandener Formeneinzelheiten davon."

„Bei einem tieferen Eindringen in die Bildungsvorgänge, dessen die causale Untersuchung benötigt, werden wir indeß von neuem vor diese Alternative gestellt und zugleich veranlaßt, sie in einer tieferen Bedeutung zu erfassen. Wenn hierbei die bisherigen Bezeichnungen beibehalten werden sollen, [3]) so bedeutet alsdann **„Epigenesis"** nicht

---

[1]) Beiträge z. Entw.-Mech. des Embryo. Nr. 1. Zeitschrift f. Biologie. Bd. 21. München 1885, S. 414 oder Ges. Abh. II, S. 4.

[2]) Die Entwickelung einfach als „Aenderung" oder „Werden" zu definieren, würde bei der Anwendung auf die Lebewesen den Begriff also eines wesentlichen Teils seines spezifischen Inhaltes berauben.

[3]) Es war ein großer Fehler, daß ich für die neuen Definitionen die alten Namen beibehielt. Dadurch ist viel Verwirrung entstanden. Ich habe

bloß die Bildung mannigfacher Formen, durch die Kräfte eines formal einfachen, aber vielleicht in seinem Innern außerordentlich komplizierten Substrates, sondern die Neubildung von Mannigfaltigkeit im strengsten Sinne, die wirkliche Vermehrung der bestehenden Verschiedenheiten. „**Evolution**“ dagegen ist hiernach das bloße **Wahrnehmbarwerden** praexistierender latender Verschiedenheiten.“

„Es ist klar, daß nach diesen allgemeineren Definitionen Vorgänge, welche der formalen Betrachtung als **Epigenesis** sich darstellen, **in Wirklichkeit vorwiegend oder ausschließlich Evolutionen sein können**; und wir erkennen demnach, daß wir bei dem beabsichtigten tieferen Eindringen in das Entwickelungsgeschehen aufs Neue vor die Frage gestellt werden: Ist die embryonale Entwickelung Epigenesis oder Evolution [oder Kombination beider?“][1])

Aus dieser Darlegung ergibt sich schon, daß die von C. Fr. Wolff für immer als gültig erwiesene Produktion sichtbarer Mannigfaltigkeit aus sichtbar einfachem Ausgangsstadium keineswegs auch beweist, daß der Keim wirklich einfach beschaffen, etwa aus der Wiederholung von lauter gleichartigen Teilen gebildet sei, und daß bei der Entwickelung die Summe an Mannigfaltigkeit wirklich vermehrt werde, denn es kann in dem einfach erscheinenden Keim bereits eine große unsichtbare Mannigfaltigkeit an verschieden beschaffenen typisch gelagerten Teilen vorhanden sein. Die Ontogenese könnte in diesem Falle auch bloß sukzessive Umbildung einer großen anfänglich schon vorhandenen typisch beschaffenen, unsichtbaren Mannigfaltigkeit sein, somit geradezu Aehnliches, wie ihr Gegensatz die „Evolution“ Swammerdams, Hallers etc. Das eigentliche causale Kernproblem der wahren Epigenesis, die wirkliche Vermehrung der Mannigfaltigkeit bei der Ontogenese, war also durch Wolffs Nachweis der „sichtbaren Epigenesis nicht nur nicht gelöst, sondern gar nicht

---

daher später (1905, Vortrag I über Entwickelungsmechanik, S. 101, 158) die nachstehend verwendeten Bezeichnungen Neoepigenesis und Neoevolution eingeführt.

[1]) Das in eckige Klammern eingeschlossene ist Zusatz des Jahres 1895, gelegentl. d. Herausgabe des Gesam. Abhandl. S. a. diese II. S. 9, 15 und 20.

berührt. Deshalb wurde das Problem aufs Neue von mir auf- und zur Diskussion gestellt.

Bezeichnen wir bei der jetzt nötigen genaueren Distinktion mit dem von Wolff geprägten Namen Epigenesis bloß das von ihm erwiesene Geschehen, die sichtbare formale Produktion von Mannigfaltigkeit von sichtbar einfachem Ausgange aus, wie sich das wohl aus Dankbarkeit empfiehlt, so brauchen wir eine neue Bezeichnung für die prinzipielle Epigenesis in unserem neuen strengen Sinne, in dem Sinne, daß von wirklich, nicht bloß von sichtbar Einfacherem aus die ganze Mannigfaltigkeit der Formen, Strukturen und chemischen Qualitäten des entwickelten Lebewesens hervorgebracht werde. Dieses Geschehen benannte ich 1905 Neoepigenesis.

Die Evolution Swammerdams war die spezielle Auffassung, daß der Keim eine Art Miniaturbild des entwickelten Lebewesens darstelle. Diese Auffassung war durch Wolff definitiv widerlegt. Aber ich zeigte mit dem erwähnten Einwande gegen die Epigenesis Wolffs zugleich, daß ihr Prinzipielles in einem allgemeinerem Sinne trotz dem noch wahr sein, zu recht bestehen kann, nämlich in dem Sinne, daß der Keim bereits sehr viele verschiedene „unsichtbare" Teile enthalte, die aber noch keinerlei Aehnlichkeit mit den entwickelten Teilen zu besitzen brauchen. Die Zahl dieser Teile könnte vielleicht ebenso groß sein als die Zahl der im entwickelten Lebewesen vorhandenen Verschiedenheiten an Form und Struktur. Diese Art der Entwickelung nannte ichs später Neoevolution. Ich erwähnte bereits, daß durch die überlieferten „descriptiven" Beobachtungen noch gar nichts über die Realität einer dieser beiden neuen Entwickelungsarten: Neoevolution und Neoepigenesis entschieden worden ist.

Jede dieser beiden Entwickelungsarten setzt eine dazu geeignete besondere Struktur und sonstige Beschaffenheit des Keims voraus; diese vorgebildete, praeformierte Beschaffenheit heißt die Praeformation des Keims.

Unter Praeformation im alten Sinne wird aber nur die Vorbildung zur „Evolution" verstanden. Wir aber haben bei unseren neuen Unterscheidungen eine neoepigenetische Praeformation, welche aktiviert epigenetische Entwickelung bewirkt, und eine neoevolutionistische Praeformation,

welche Neoevolution bewirkt zu unterscheiden. Daher wird es sich wieder empfehlen, um Verwechslungen vorzubeugen, die Praeformation bei unserer weitergehenden Auffassung als Neopraeformation zu bezeichnen. Wenn dagegen bei den Unterabteilungen das Beiwort epigenetische oder evolutionistische mitangewandt wird, dann genügt als Substantiv auch das kürzere Wort Praeformation, da das Adjektiv schon bekundet, daß es sich um die neue Distinktion handelt.

Es ist, wie wir erkennen werden, anzunehmen, daß beide Arten der Neopraeformation kombiniert vorkommen. Auch ist es möglich, daß im Laufe der Ontogenese die Produkte neoevolutionistischer Determinanten in Umstände gelangen können, in denen sie neoepigenetisch wirken, und daß umgekehrt die auf neoepigenetische Weise produzierte Mannigfaltigkeit dann neoevolutionistischer „Umänderung“ unterliegt und also spätere Einzelheiten „implicite“ repräsentiert, determiniert hat.

Beispiele anorganischer Neoevolution und Neopigenesis, sowie der Kombination beider.

Wir wollen uns diese Geschehensarten an anorganischen Beispielen noch ein wenig klarer machen. Ich habe solche s. Z. (1885) in der Einleitung zu meinen Beiträgen zur Entwicklungsmechanik gegeben. [1])

Die Neoevolution kommt in der anorganischen Natur nicht selten vor. Die verborgene Mannigfaltigkeit wird in wahrnehmbare umgewandelt, wenn sie zu wirken genötigt wird. Dabei bekundet sich die unsichtbare Verschiedenheit; sie wird verändert und oft auch sichtbar. Wenn man z. B. einen Stein zerschlägt, so springt er von der Angriffstelle aus an den Stellen geringster Festigkeit von Molekül zu Molekül; diese Stellen werden nun in der großen Mannigfaltigkeit der Bruchfläche sichtbar. Aehnlich, wenn wir eine Qualle in Alkohol oder in Farbstoff gelegt haben. Auch bei dem dann stattfindenden Wirken werden viele vorher unsichtbar vorhandene Verschiedenheiten derartig umgewandelt, daß sie sichtbar werden.

Typische, d. h. „immer wieder die gleiche“ verborgene Mannigfaltigkeit bringt die anorganische Natur für sich allein nur in Form der Kristalle und in der Molekülstruktur hervor.

---

[1]) S. Ges. Abh. I, S. 6—11.

Diese Mannigfaltigkeit ist überaus einfach gegenüber der typischen organischen Mannigfaltigkeit. Aber der Mensch hat aus anorganischem Materiale rein evolutionistisch tätige Gebilde hervorgebracht: z. B. den mechanischen Zeichner einen Apparat aus Hebeln der nach dem Einlegen einer bestimmt gestalteten Platte beim Umdrehen derselben eine bestimmte Gestalt, z. B. den charakteristischen Kopf Napoleons bis ins feinste zeichnet. Die doppelte Determinantenplatte enthält in Tausenden feiner Krümmungen für jeden Punkt der Profillinie, des Kopfes, zwei Einzeldeterminanten; alles ist somit vorher (NB. in sichtbarer Weise) „bestimmt"; aber diese Determination ist vom „Entwickelten" total verschieden. Es findet also vollkommene „Umbildung" statt. Dies ist das typische Beispiel reiner und nur formaler Neoevolution.

Die Zahl der Mannigfaltigkeit wird dabei nicht vermehrt. Das Determinierende aber bleibt bei dieser Entwickelung des Bildes fast vollkommen unverändert erhalten; es verändert, verbraucht sich nicht dabei wie bei der Ontogenese. Aehnliches gilt von den Determinantenplatten, die in eine Drehorgel oder in ein Grammophon eingelegt werden; sie enthalten auch rein neoevolutionistische Praeformation.

Ein Feuerwerkskörper, der nach dem Anzünden ein kompliziertes Feuerrad liefert, enthält zwar auch alles Geschehen determiniert; die Strahlungen und Farbenwechsel etc. sind durchaus praeformiert. Aber durch die zur Umdrehung geeignete Aufhängung entsteht nach dem Anzünden als neoepigenetisches Geschehen die Radform, die fort und fort neu erzeugt wird.

Die „Entwickelung" einer photographischen Platte dagegen ist Evolution im alten Sinne, denn das Bild ist schon in gleicher Gestalt aber nur in noch unsichtbarer Weise vorhanden, es wird bei der Entwickelung der Hauptsache nach nur sichtbar gemach, wenn es auch noch durch „Verstärken" etc. ein wenig in der Schattierung oder Helligkeit, aber nicht in der Zeichnung verändert werden kann.

Anorganische Beispiele von Epigenesis sind z. B. die Produktion von Faradays magnetischen Kraftlinien aus den auf eine Glasplatte gestreuten Eisenfeilspänen. An diesem Geschehen sind nur vier Faktoren beteiligt: zwei passive diffuse, die Platte und die auf ihr liegenden Feilspäne, welche letzteren die wir hier als eine Einheit nehmen wie die verschiebbaren Teile einer Flüssigkeit, dazu ein aktiver, die spezifische Gestaltung deter-

minierender: der Magnet und die Kraft, welche den Magnet an bestimmter Stelle unter der Platte festhält. Die produzierte Mannigfaltigkeit ist sichtbar.

In ähnlicher Weise wird unendlich viel aber unsichtbare Mannigfaltigkeit von drei Faktoren produziert, z. B. wenn von einer Stelle aus auf eine befestigte Platte gedrückt wird, wobei bestimmt gekrümmte Trajectoriensysteme von Druck- und Zugspannungen in ihr (und auch in ihrer Unterlage) entstehen.

Es kann so die ganz entsprechende Mannigfaltigkeit an ungleichen aber bestimmt gerichteten Spannungen hervorgebracht werden, wie sie in einem von bestimmten Stellen aus gedrückten oder von Muskeln gezogenen Knochen entstehen, die dann allmählig durch die funktionelle Anpassung insubstantiiert wird und so die funktionelle Knochenstruktur darstellt. Aehnlich entsteht neue Mannigfaltigkeit, wenn eine Platte von einer Stelle aus erwärmt oder von zwei Punkten aus elektrisch durchströmt wird. Letzteren Falls kann die neue gebildete Mannigfaltigkeit der aequipotentialen Linien durch einen galvanischen Niederschlag aus dem flüssigen Elekrolyt auch sichtbar gemacht werden.

In allen diesen Fällen entsteht durch das „Wirken" des einen Faktors in einem oder einigen anderen mehr passiv sich verhaltenden Faktoren, speziell durch die ungleiche Ausbreitung der Wirkung in diesen, unendlich viel ganz neue Mannigfaltigkeit, somit ein Geschehen, das Neoepigenesis darstellt.

Die zwei oder mehr nötigen Faktoren und deren Konfiguration bilden die „epigenetische Praeformation".

Diese Mannigfaltigkeit kann in typischer Weise nochmals unendlich vermehrt werden, wenn nach dem ersten Wirken und nach der Fixation dieser Wirkung nochmals ein solcher aktiver Faktor einwirkt, wenn z. B. dieselbe Metallplatte noch von einem anderen Punkte aus elektrisch durchströmt wird, und wenn wieder die neuen entstandenen Niveauflächen sichtbar gemacht und zugleich fixiert werden. Das neue System von Linien kombiniert ich mit dem früheren. So kann die neoepigenetische Entwickelung durch jeden neuen Faktor wieder unendlich gesteigert werden. Und zwar wird bei immer derselben, also typischen Versuchsanordnung immer wieder dieselbe also typische Mannigfaltigkeit „entwickelt", „expliziert" werden.

Wir können also unendlich viel typische Mannigfaltigkeit produzieren, von der vorher auch keine Spur vorhanden war; sie entsteht ganz neu durch das „Wirken" der wenigen von uns kombinierten Faktoren.

Kombination von Neoevelution und Neoepigenesis sahen wir in dem Feuerrad, aber mit starkem Ueberwiegen der ersteren.

Auch für fast gleichmäßige Kombination beider Arten des Geschehens haben wir Beispiele im Bereich des Anorganischen, so z. B. in einer rechtwinkelig zur Oberfläche eingeworfenen Glasscheibe: die typischen radiären und zirkulären Sprünge verlaufen in der Richtung stärkster Wirkung des Steins, sie stellen die neugeschaffene Mannigfaltigkeit, die Neoepigenesis dar; die neoepigenetische Praeformation ist in der Glasscheibe und dem auf sie geworfenen Stein gegeben. Die Abweichungen der Sprünge von diesen Richtungen und die muschelförmige Gestalt der Bruchflächen zeigen uns die früher unwahrnehmbaren, jetzt erkennbar gewordenen Stellen geringster Festigkeit in der Nähe der Linien stärkster Wirkung, also die neoevolutionistische Praeformation.

Ein noch besseres Beispiel stellt mein Entwickelungsmodell dar. Dasselbe besteht aus einer Anzahl gleich großer mit einander verklebter Kugeln aus nicht zu weichem Brotteig, von denen jede eine besonders bestimmte Menge Hefe (oder Backpulver) enthält. Wenn dieses Gebilde in den Brutofen kommt, vergrößern sich die einzelnen Kugeln annähernd proportional ihrem Hefegehalt durch Kohlensäurebildung, und das ganze Gebilde bildet daher fortwährend neue Gestalten. Diese sind abhängig von der Zahl und anfänglichen Anordnung der Kugeln von dem verschiedenen Hefegehalt derselben und von der Festigkeit der klebenden Verbindung. Die ersteren drei Momente bilden die Neopraeformation, sie ist zunächst als neoevolutionistische Praeformation aufzufassen; diese Mannigfaltigkeit wird durch die Kohlensäre umgebildet und sichtbar. Da aber die Kugeln zusammenhängen, wirken sie bei ihrer verschiedenen Ausdehnung in sehr verschiedener Weise auf einander gestaltend und bilden je länger um so mehr neue Formenmannigfaltigkeit. Das ist Neoepigenesis. Die neoepigenetische Praeformation liegt in der Verklebung und in den Faktoren der verschiedenen Ausdehnung der ursprünglichen Kugeln. Die neoevolutionitische und neoepigenetische

Praeformation verbrauchen sich bei dieser Entwickelung wie die primären Determinationsfaktoren des sich entwickelnden Eies. Wenn wir Konsistenz, Klebrigkeit und Quantitäten der Hefe genügend ausprobierten, könnte man aus diesem Modell etwas Fisch- oder Vogelähnliches sich gestalten lassen. Es werden hier in diesem Modell alle Determinanten zugleich aktiviert, was wohl eine große Abweichung von dem Eie bedingt.

Die neuen Distinktionen haben einen causalanalytischen Charakter, denn die Neoevolution geht von einer wirklichen Vielheit von Faktoren (ohne Rücksicht auf deren Sichtbarkeit) aus und besteht in gänzlicher Umbildung der vorhandenen Mannigfaltigkeit. Die Neoepigenesis beginnt mit einer kleinen Anzahl von determinierenden Faktoren und produziert durch das Wirken dieser sehr viel, nicht bloß an Art sondern auch an Zahl neue Mannigfaltigkeit. Diese an Stelle der früheren formalen Unterscheidungen gesetzten causalen Distinktionen gaben daher auch Gelegenheit zu exakteren theoretischen Erörterungen. Sie wurden bald in dieser Weise verwendet; und heutzutage weiß kaum jemand mehr, von wem diese den vielen modernen Diskussionen über Epigenesis und Evolution zu Grunde liegenden neuen Auffassungen herrühren. Weismann [1]) verwendete sie in seiner bekannten mit großem Scharfsinn aufgestellten und verfochtenen streng neoevolutionistischen Vererbungstheorie; später geschah dasselbe seitens O. Hertwig und H. Driesch zu neoepigenetischen Aufstellungen.

Ich selbst wurde von den letzteren Autoren und auf Grund dessen auch ziemlich allgemein, aber irrtümlicher Weise als zu den reinen Neoevolutionisten gehörend klassifiziert und mit diesen gemeinsam befehdet. *)

---

[1]) Weismann. Vorträge über Deszendenzlehre 1902, p. 388.

*) Anmerkung. Diese unrichtige Rubrizierung meiner Auffassung unter die der reinen Evolutionisten geschah aus mehreren, dies scheinbar naheliegenden Gründen. Erstens, weil ich theoretisch mit einer Anzahl von „etwa 10 bis 100“ oder etwas mehr verschiedenen, zum größten Teile im Zellkern der Eizelle enthaltenen Qualitäten arbeitete, zweitens, weil ich diese Qualitäten durch den von mir als dazu geeignet erwiesenen Mechanismus der indirekten Kernteilung teils (z. B. bei der ersten, das Material für die rechte und linke Hälfte des Froschembryo scheidenden Furchung) „qualitativ halbiert“, teils (z. B. bei der zweiten, annähernd Caudal und Cephal scheidenden Furchuug) qualitativ ungleich

geteilt werden lies. Letzteres bezog sich aber nur auf den bei der „typischen“ Entwickelung beteiligten Kernteile, nicht auf das Reserveidioplasson; denn dieses ließ ich stets „qualitativ halbiert“ werden.

Drittens, weil ich die verschiedene entwickelungsmechanische Potenz der zwei resp. vier ersten Furchungszellen zur selbständigen Bildung von bestimmten Stücken des Froschembryo und damit die „Mosaikarbeit“ durch „Selbstdifferenzierung“ erwiesen und eine Theorie der „Mosaikarbeit“ NB. nur für die „typische“ Entwickelung angedeutet hatte (ohne aber dieses neoevolutionistische Geschehen als die alleinige Art des Entwickelungsgeschehen zu bezeichnen.)

Die Annahme von etwa hundert verschiedenen unsichtbaren Teilen oder Strukturverhältnissen ist Neopraeformation; diese kann aber teils neoepigenetischer teils neoevolutionistischer Art sein und entsprechend wirken.

Als von letzterer Art beurteilen wir die „Determinanten“ der „Selbstdifferenzierungsbezirke“. Die Selbtdifferenzierung selber aber kommt erstens vorzugsweise bei der „typischen“ Entwickelung vor, wird außerdem erst durch differenzierende Korrelationen der Unterteile des Bezirks auf einander, also durch Neoepigenese hervorgebracht, wie ich oft betont habe und wie unten weiterhin erörtert werden wird. Es ist also schon in dieser Neoevolution viel Neoepigenesis enthalten. Ebenso liegt hochgradige Neoepigenesis darin, daß meiner Meinung nach aus den etwa 100 anfänglichen Verschiedenheiten die vielen Millionen oder Milliarden der Verschiedenheiten des entwickelten Lebewesens hervorgebracht werden.

Und 1882 habe ich bereits (s. o. S. 281) auf die Notwendigkeit der neoepigenetischen Implikation bei der Vererbung erworbener Eigenschaften hingewiesen, welche Notwendigkeit von den späteren Vererbungstheoretikern übersehen worden ist und 1885 (s. Ges. Abh. II, S. 11 und 19—21) bezeichnete ich die Verknüpfung von Evolution und Epigenesis als einen Teil des ontogenetischen Geschehens.

Für die Ergebnisse derjenigen meiner Experimente, welche den von mir unterschiedenen und streng definierten „typischen“ Entwickelungsgang störten, hatte ich (z. B. bei der Postgeneration) sogleich und damit als Erster 1888 die weitest gehenden differenzierenden Wechselwirkungen der vorhandenen Teile angenommen, desgleichen bei der Regeneration, was also wieder Neoepigenesis ist, aber von meinen theoretischen Gegnern bei Beurteilung meiner theoretischen Auffassung stets unbeachtet gelassen worden ist. Diese Gegner schieden resp. scheiden ferner noch nicht causal: typisches und durch alterierende, neu determinierende äußere Einwirkung veranlaßtes atypisches Entwickelungsgeschehen und behandeln daher causal ganz Ungleichwertiges als gleichwertig, weshalb ihre bezüglichen Folgerungen und Einwendungen unzutreffend sind. Indem sie außerdem meine Ansichten mit denen A. Weismanns für identisch hielten, glaubten sie mit ihren Einwendungen gegen diesen auch meine theoretischen Auffassungen widerlegt zu haben.

Im Jahre 1895 sagte ich kurz zusammenfassend (Ges. Abh. II, S. 1023) bezüglich „meiner epigenetisch-evolutionistischen Auffassung“: „Der Umstand, daß ich in den Kern verschiedene Qualitäten verlege,

schließt nicht ein, daß die Entwickelung nach meiner Auffassung vorherrschend Evolution sei. Vielmehr kann in dem mit typischer Metastruktur versehenen Ei und Samenkörper die Zahl der chemischen und strukturellen Qualitäten relativ gering sein, z. B. bloß Hunderte oder Tausende betragen, wohl aber während der Entwickelung infolge dieser typischen Struktur bei der Betätigung der sie bildenden Teile in typischer Weise auf das außerordentlich Vielfache vermehrt werden, ein Geschehen, welches typische Epigenesis darstellt."

Meine Theorie der funktionellen Anpassung gab den ersten direkten Nachweis, wie überaus große organische und sehr zweckmäßige Mannigfaltigkeit von wenigen Faktoren aus z. B. im Knochen, in der Schwanzflosse des Delphin, bei der Bildung der Blutgefäße, also vorherrschend durch Neoepigenesis hervorgebracht werden kann, dies beim Vorhandensein einer bestimmten, im Kampf der Teile gezüchteten Gewebsqualität.

Auch dieses wichtige Glied meiner Theorien ist später in sogen. biogenetische Theorien anderer Autoren aufgenommen worden. Ferner ist meine 1894 gegebene Ableitung der Doppelbildungen O. Schultzes von der determinierenden Anordnung der verschiedenen Dottersubstanzen gleichfalls neoepigenetisch-evolutionistisch. (Ges. Abh. II. S. 932.)

Alles zusammengenommen, glaube ich beanspruchen zu dürfen, nicht fernerhin als reiner Neoevolutionist klassifiziert zu werden. Ich glaube sogar, nach meiner neuen Begriffsbestimmung, der erste der vielen gewesen zu sein, welche Neoepigenesis und Neoevolution kombinierten, da ich außer meiner neoepigenetischen Theorie der funktionellen Anpassung schon in derselben Arbeit, welche die neuen Definitionen brachte, bereits die anderen damals bekannten oder zu vermutenden differenzierenden Korrelationen behandelt habe, (S. Ges. Abh. II, S. 211—254.) Von der Aufstellung einer vollkommenen Theorie der Ontogenese nahm ich ausgesprochenermaßen deshalb Abstand, weil dazu unsere Kenntnisse nicht annähernd ausreichten (was auch jetzt noch der Fall ist), und weil ich nicht mit einer Ueberzahl von Unbekannten arbeiten wollte. Es würde mir erfreulich sein, wenn es noch gelingen würde, das Hauptsächlichste von dem Vielen, was mir irrtümlicherweise zugeschrieben oder abgesprochen worden ist, wieder aus der Literatur auszumerzen resp. ihr einzuverleiben und die daran geknüpften, allgemein verbreiteten falschen Urteile wieder zu beseitigen (Siehe auch die Anmerkung zu Seite 305).

Objektive Definition der Ontogenese und ihrer Unterarten.

Um das Wesen der Entwickelung ganz objektiv zu erfassen, müssen wir von dem subjektiv menschlichen Moment der Wahrnehmbarkeit ganz absehen. Dann ist Neoevolution im strengen Sinne die Bildung des Komplizierten von einem ebenso komplizierten aber anders beschaffenen Ausgangsstadium aus. Sie ist somit Umbildung anfänglicher Verschieden-

heiten ohne Vermehrung der Zahl derselben. Neoepigenesis dagegen ist die Vermehrung der Mannigfaltigkeit.

Da wir die ontogenetische Entwickelung eines Lebewesens als Kombination von Neoevolution und Neoepigenesis beurteilen, wie unten weiterhin begründet werden wird, so ist die Ontogenesis also Umbildung von Mannigfaltigkeit verbunden mit Vermehrung derselben.

In Wirklichkeit ist aber die Ontogenesis der höher entwickelten Lebewesen in sehr hohem Maße zugleich Produktion von wahrnehmbarer Mannigfaltigkeit von nicht wahrnehmbarer Mannigfaltigkeit der Anfangsstufe aus, also Wahrnehmbarwerdung. Das gilt auch für die Phylogenesis, wenn auch da die sichtbare Mannigfaltigkeit in der ganzen Reihe noch mehr hervortritt.

Da die Wahrnehmbarkeit kein causales Moment ist, denn für das Wirken an sich ist es einerlei, ob die Faktoren und ihre Produkte für den Menschen sichtbar oder sonst wahrnehmbar sind oder nicht, so ist es causal unwesentlich, ob die Anfangsstufen aus sichtbarer oder unsichtbarer Mannigfaltigkeit bestehen.

Aber für die Erforschbarkeit des Geschehens durch den Menschen ist es von großer praktischer Bedeutung, ob die Faktoren für ihn wahrnehmbar, das heißt hier zumeist, ob sie sichtbar sind oder nicht. Denn das Sichtbare können wir eventuell direkt beobachten, das Unsichtbare müssen wir auf Grund von Experimenten erschließen.[1])

Das Ei enthält nun in der sichtbaren Zellstruktur schon sichtbare explizite Mannigfaltigkeit. Diese determiniert aber nur wieder die allgemeine Zellstruktur. Die Determinationen der ganzen übrigen Mannigfaltigkeit des Individuums sind unsichtbar.

Es ist nicht zu übersehen, daß bei der Onto- und Phylogenese trotz des in die Augenfallens der produzierten wahrnehmbaren Mannigfaltigkeit doch auch sehr viel nicht wahrnehmbare Mannigfaltigkeit hervorgebracht wird.

---

[1]) Genaueres siehe in: Roux, W. Können wir die Faktoren und die gestaltenden Wirkungsweisen der typischen Entwickelungsvorgänge der Lebewesen ermitteln? Vortrag, zur Eröffnung der gemeinsamen Sitzung der Sektionen für Embryologie und Experimentelle Zoologie des 7. internationalen Zoologenkongresses verlesen zu Boston 1907, erschienen 1909 in dem Berichte des Kongresses.

Diese besteht in den unsichtbaren, nur aus den Leistungen zu erschließenden Strukturen, die ich Metastrukturen genannt habe.[1]) Solche sind die durch Neoepigenesis hervorgebrachten Metastrukturen, welche die spezifischen Funktionen der Ganglienzellen, Muskelzellen, Bindegewebsfasern etc. vollziehen, sowie die Neoevolution und Neoepigenesis bewirkenden Metastrukturen der Chromosomen des Kerns der Keimzellen und der Somazellen.

Der höchste Grad der Neoepigenesis wäre der, daß von einem wirklich einfachen Ausgange aus die ganze explizite Mannigfaltigkeit des Individuums gebildet werde. Wenn aber der Keim, NB. im Widerspruch zu seinem Aufbau aus Zellleib und Zellkern etc. bloß ein Einfaches, also ein homogenes Gebilde an Struktur und ein Einfaches an Gestalt (somit ein kugeliges Gebilde) wäre, dann müßte zur Bildung einer Mannigfaltigkeit aus ihm prinzipiell mindestens ein äußerer „determinierender", nicht bloß auslösender oder sonstig „realisierender" Faktor hinzukommen.[2])

Da aber dieser äußere Faktor an Ausdehnung, Intensität und Dauer der Wirkung von außen her nicht in Millionen und mehr Fällen bei denselben Eiern in gleicher Weise, also typisch abgemessen werden kann, könnte er auch nicht ganz bestimmte typische Gestaltungen aus dem einen vererbten homogenen, wenn auch typisch beschaffenen Faktor veranlassen. Ich habe deshalb betont und vorher schon experimentell erwiesen[3]), daß alle die typische Gestaltung „bestimmenden" Faktoren im Keimplasma enthalten sind[4]), daß „die formale Entwickelung des befruchteten Eies ein Prozeß vollkommener Selbstdifferenzierung desselben ist".

---

[1]) Ueber die Bedeutung der Kernteilungsfiguren. Leipzig 1883, S. 19 oder Ges. Abh. II, S. 143, sowie S. 1024, Bd. I, S. 187, 406.

[2]) Die brahmanische Religion enthält eine rein neoepigenetische Entwicklungslehre. Das Brahman ist die ewige einfache Urkraft, aus welcher das ganze Weltall hervorgegangen ist, indem die Maya Unterschiede schaffend mit ihm zusammenwirkte.

[3]) Beitrag II zur Entw.-Mech 1884 oder Ges. Abh. II, S. 276.

[4]) Aeußere Faktoren bestimmen die Gestaltung der Pflanzen viel mehr als die der Tiere; und dies geschieht infolge von Konstanz der äußeren Verhältnisse oft Jahrhunderte lang in gleicher Weise. Trotzdem können wird iese Charaktere nicht zum „Typus" rechnen, denn wenn die Pflanzen z. B. von der Ebene ins Gebirge versetzt werden, verlieren sie viele dieser Charaktere, die dann als bloße „Modifikationen" bezeichnet werden. Diese Pflanzen haben bloß die Fähigkeit, in verschiedener Weise auf die ver-

Daher muß man auch für die „reinste" real mögliche Neoepigenese gleich mindestens zwei typisch beschaffene Faktoren im Keim annehmen, wie sie ja auch als Zelleib und Zellkern vorhanden sind. In diesem Sinne werden wir daher nachstehend die Bezeichnung „Neoepigenesis einfachsten Ausgangs" oder „bifaktorielle Neoepigenesis verwenden.[1])

schiedenen Umstände zu reagieren, wie dies Baur jüngst gut auseinander gesetzt hat. (Erwin Baur, Einführung in die experimentelle Vererbungslehre. 1911.)

Nur diejenigen Eigenschaften der Pflanze, welche sie z. B. bei eventueller Versetzung von der Ebene ins Gebirge neugebildet und bei der Rückversetzung in die Ebene beibehalten hat, sind vererblich, also Mutationen geworden und somit neu in den Typus aufgenommen worden. Ihre determinierende Ursache liegt nun nicht mehr nach außen vom Individuum oder vom Keimplasma, sondern im Keimplasma selber. Es ist jetzt nicht mehr eine bestimmte Art der Reaktion auf äußere Faktoren, wie Baur nicht zutreffend die Ursachen auch dieser Charaktere bezeichnet, sondern sie entstehen jetzt durch Selbstdifferenzierung des Keimplasma und sind eben deshalb jetzt „typische"; dies ist selbst dann der Fall, wenn zu ihrer Ausbildung allgemeine äußere Agentien wie Sonnenlicht, Wasser, als „realisierende" Faktoren nötig sind. Daraus erhellt die für die causale Erforschung der Ontogenese wichtige Bedeutung meiner Analyse der Faktoren in die „typische" Entwickelung „determinierende", welche stets nur im Keimplasma gelegen und also da aufzusuchen und anzugreifen sind, ferner in die das in solcher Weise Determinierte bloß „realisierenden", aber nicht die Qualität des von anderen Lebewesen unterscheidenden Geschehens bestimmenden inneren oder äußeren Faktoren (z. B. Wärme) und schließlich in äußere das typisch Bestimmte alterierende, also zunächst Modifikationen bildende Faktoren. Dazu kommen noch Faktoren, welche manchmal oder gar in der Regel mitwirken, aber nicht nötig sind, welche gleichfalls das typische, rein durch die inneren Faktoren determinierte Geschehen alterieren, deren Wirkung aber durch die Regulationen bald oder später wieder ausgeglichen wird; dahin gehört z. B. die sehr häufig alterierende Wirkung der Schwerkraft auf die Entwickelung der an spezifisch schwerem Nahrungsdotter reichen und nicht genügend drehbaren Eier mancher Tiere. (Siehe Roux Vortrag I, 1905, S. 182.)

[1]) Wenn man außer dem materiellen bezw. energetischen Faktor, wie Driesch, noch eine Entelechie annimmt, die wenn auch angeblich unbewußt sich zwecktätig verhält und dem entsprechend das materielle Geschehen leitet, so kann man natürlich mit einem homogenen materiellen Faktor auskommen. Dafür führt man jedoch ein, übrigens unvorstellbares fast einem Schöpfer gleichendes Agens von unübersehbarer Mannigfaltigkeit ein; unwesentlich ist, ob es die millionenfache typische Mannigfaltigkeit des von ihm auch bei Störungen hergestellten Typus auf mehr neoepigenetische oder mehr neoevolutionistische Weise hervorbringt. Ich halte die Verwendung dieser Annahme für keinen Gewinn an Erklärung.

Durch das Wirken dieser zwei typischen Faktoren auf einander können dann neue, sei es unsichtbare oder sichtbare Verschiedenheiten hervorgebracht werden, ähnlich wie wir das in den vorstehend (S. 290) erwähnten anorganischen Beispielen gesehen haben. Indem ferner die neuen Verschiedenheiten selber aufeinander wirken, können immer neue Verschiedenheiten durch sogenannte differenzierende Korrelationen produziert werden.

Wir werden nachstehend erkennen, daß die Ontogenese Kombination von Neoevolution und Neopigenesis ist. Sie ist demnach, jeder menschlichen Subjektivität entkleidet „Umwandlung und Vermehrung“ von Mannigfaltigkeit.*) Subjektiv beurteilt nimmt die Wahrnehmbarkeit der Mannigfaltigkeit für uns bei der Ontogenese zu, ohne aber vollständig zu sein, denn die unsichtbare Mannigfaltigkeit der „Metastrukturen“ im Zelleib der Ganglienzellen, der Muskelzellen in den Chromosomen der Zellkerne, in manchen Intercellularsubstanzen wie den Bindegewebsfasern ist eine überaus große.

Die zwei Arten der nötigen „Implikation“ oder der blastoiden Metamorphose.

Suchen wir uns nunmehr vorzustellen, was jede von beiden Entwickelungsarten bei der Vererbung somatischer Variationen für Erfordernisse an die blastoide Metamorphose stellt:

---

*) Anmerkung. Es wird gewiß die Naturforscher interessieren, zu erfahren, daß die hier definierten Begriffe auch auf die Religionslehre Anwendung gefunden haben, daß überhaupt eine Richtung in der Theologie besteht, welche genau wie wir die physisch-organische Entwickelung ihrerseits die Entwickelung der Religion rein causal zu erfassen und abzuleiten strebt, und welche dabei unsere causalen Analysen mit Scharfsinn und mit Erfolg angewandt hat. Siehe den ausgezeichneten Aufsatz von Prof. Karl Beth in Wien, „Entwickelung und Entfaltung“, Zeitschr. für Theologie und Kirche, Jahrg. 23, S. 406—419. 1910. Tübingen.

Es sei noch erwähnt, daß Beth, um den Verwechselungen ein Ende zu bereiten, vorschlägt, statt Epigenesis in meinem Sinne, also statt Neoepigenesis im Deutschen Entwickelung zu sagen und statt Neoevolution Entfaltung anzuwenden. Ich glaube, daß der Sprachgebrauch schon zu dieser Differenzierung des ursprünglich fast gleichen Inhaltes beider Wörter hinneigt, und daß daher die Annahme des Vorschlages zu empfehlen ist. In der naturwissenschaftlichen, für alle Kulturvölker in gleicher Weise bestimmten Literatur aber ist es wohl mehr zu empfehlen, unsere den antiken Sprachen entnommenen Bezeichnungen zu gebrauchen.

a) Für die Entwickelung durch Neoevolution ist folgendes nötig.

Da bei der Ontogenese durch reine Neoevolution, wie schon Weismann hervorgehoben hat, für jeden einzelnen Charakter des entwickelten Soma im Keim mindestens eine besondere, denselben nach ihrer Aktivierung bewirkende Determinante vorhanden sein muß, so muß also auch zur Vererbung einer neuen somatischen Eigenschaft mindestens eine neue, der Beschaffenheit des Keimplasma entsprechende, somit von dem „entwickelten“ Soma-Charakter qualitativ verschiedene Determinante im Keim produziert und an der richtigen Stelle des Keimes eingefügt werden. Diese blastoide Metamorphose ist im Speziellen als neoevolutionistische Implikation oder neoevolutionistische blastoide Metamorphose zu bezeichnen. Das Beiwort blastoid wird oft auch weggelassen werden können, wenn kein Zweifel besteht, wovon die Rede ist.*)

Diese Metamorphose hat einen Charakter, welcher im Laufe der „typischen“ Ontogenese stets früher vorhanden ist als die „entwickelte“ Beschaffenheit; auf die typische Entwickelung bezogen, würde dieser Charakter daher eine Zurückwandlung bedeuten. Die Bildung dieses Charakters ist aber in Wirklichkeit keine „Retromorphose“, weil die neue somatogene Variation am „Entwickelten“ aufgetreten ist, also noch gar nicht blastogen gewesen ist, sondern es erst zum ersten Mal werden muß. Deshalb wäre die Bezeichnung Retromorphose nicht passend. Ob das Geschehen bei diesem Vorgang mit einer Art von „Involution“ in dem jetzt von Eug. Schultz und Godlewski gebrauchten Sinne Aehnlichkeit haben würde, ist nicht zu sagen. Immerhin wäre wenigstens die kombinierte Bezeichnung: neoevolutionistische Involution für dieses Geschehen anwendbar.

b) Gehen wir zur Ontogenesis durch reine Neoepigenesis über, so sind alle künftigen typischen Verschiedenheiten des Individuums in der typischen Beschaffenheit und typischen

*) Anmerkung. Ich gebrauche für die Faktoren, welche die neoevolutionistische Entwickelung bestimmen Weismanns Namen: Determinanten (denen die Gene Johannsens entsprechen); für die bestimmenden Faktoren der epigenetischen Entwickelung dagegen die Bezeichnung Determinationsfaktoren. Letzterer Ausdruck wird auch als der allgemeinere gleich wie der Ausdruck „determinierende Faktoren“ für die gemeinsame Bezeichnung beider anzuwenden sein.

relativen Lage der, wie oben dargelegt wurde, mindestens zwei anfangs allein vorhandenen „typischen“ determinierenden Faktoren enthalten. Durch das „Wirken“ dieser aktivierten Determinationsfaktoren werden, wie in den obigen anorganischen Beispielen, immer neue Verschiedenheiten hervorgebracht, die durch Aktivierung und Wirken fort und fort neue typische Mannigfaltigkeit produzieren. Behufs Uebertragung eines neuen erworbenen, also dem früher Bestehenden hinzugefügten Merkmals des „entwickelten“ Individuums muß somit mindestens einer der beiden ersten Determinationsfaktoren derartig verändert werden, daß nach einer Aktivierung sei es der hundertsten oder tausendsten eines Teiles der eben produzierten Mannigfaltigkeit der neue Charakter „entwickelt“, also „explicite“ gebildet wird. Zu ersterer Veränderung ist somit ein ganz andersartiges Geschehen nötig, als dies bei der Ontogenese durch Neoevolution der Fall war. Denn es muß das komplizierte Entwickelte, Einzelne in ein einfachstes Allgemeines umgebildet und dem einfachen Keim ganz passend eingefügt werden.

Diese Art der blastoiden Metamorphose oder Implikation erscheint, verglichen mit der typischen Entwickelung wieder als Retromorphose. Man kann sie „epigenetische“ Implikation oder epigenetische blastoide Metamorphose nennen. Sie ist nicht bloß für die morphologischen sondern wohl auch für chemische neue Merkmale nötig.

Von den vielen Autoren, die seit 1882 über die Vererbung vom Soma erworbener Eigenschaften geschrieben haben, haben nur sehr wenige die Notwendigkeit der Implikation erkannt. So J. Reinke [1], der in ihr einen Einwand gegen die Vererbung erworbener Veränderungen und damit gegen den Lamarckismus sieht. Weiterhin wurde sie noch von Eugen Schultz [2] sowie zuletzt von Emil Godlewski [3] in seiner gründlichen entwickelungsmechanischen Abhandlung über das Vererbungsproblem verwendet.

---

[1]) J. Reinke. Einleitung in die theoretische Biologie 1907.

[2]) Eug. Schultz. Ueber umkehrbare Entwickelungsprozesse und ihre Bedeutung für eine Theorie der Vererbung. Vortr. und Aufs. über Entw.-Mech. Nr. 4, 1908, S. 31.

[3]) Emil Godlewski. Das Vererbungsproblem im Lichte der Entwickelungsmechanik betrachtet. Vortr. u. Aufs. über Entw.-Mech. Nr. 9, 1909, S 98—102.

Sofern weiterhin die Ontogenese sich durch Kombination von Neoevolution und Neoepigenesis vollzieht, müssen beide Arten der Implikation die evolutionistische und die epigenetische kombiniert stattfinden; und dies wird vielleicht bei verschiedenen Tieren, nach dem eventuellen Vorherrschen des einen oder des anderen Geschehens, in verschiedener Verbindung der Fall sein können.

3. Die blastogene Insertion.

Gehen wir nun zu der dritten der eingangs als zur Vererbung somatogener Variationen nötig bezeichneten Hauptarten des Geschehens, zur blastogenen Insertion weiter, so ist zu fragen:

Wie kann die zur Vererbung des Soma auf den Keim nötige und vom Soma übertragene Aenderung des Keims an der richtigen Stelle des letzteren hervorgebracht resp. eingefügt werden?

Dies Geschehen wäre als ein „besonderer" Akt nur bei einer rein evolutionistischen Auffassung, wie derjenigen Weismanns möglich, nach welcher jeder geänderte Teil des Expliziten durch einen diskreten besonderen Teil im Keime vertreten ist. Wie diese also vorher neugebildete und ganz anders als das entsprechende Explizitum beschaffene Determinante nun an der richtigen Stelle zwischen diesen Millionen typisch geordneter Teile eingefügt werden soll und wodurch, ist gleichfalls nicht vorstellbar.

Die Neoepigenesis dagegen macht aber solches Geschehen, die Bildung „besonderer Teile" für die spätere Einzelgestaltung überhaupt unmöglich.

Denn die sie bewirkende Determinante ist nur eine Nüance in der Kombination viel weiter wirkender und lange, bevor dieser Endteil wirklich gebildet wird, bereits aktivierter Faktoren, so daß von einer Einfügung als einem besonderen Geschehen neben der Bildung der neuen Determination nicht die Rede sein kann. Beide, Implikation und Insertion müssen hier zugleich stattfinden; es muß die implizite Abänderung des Keims gleich an der richtigen Stelle derart vor sich gehen, daß später bei der Entwickelung die richtige Wirkung sich ergibt. Es ist dies aber wieder ein in seinen vermittelnden Faktoren und deren Wirkungsweise nicht vorstellbares Geschehen.

Die blastogene Insertion muß also in ihrem Geschehen, auch, wenn sie ein besonderer Akt ist, wesentlich von der Qnalität der Implikation abhängen und daher mit dieser selbst in ihrer Art wechseln.

B. Wirklicher Anteil der Neoevolution und Neoepigenesis an der Ontogenese.

Wir fragen zunächst: Ist die Ontogenese reine Neoevolution? Also sind im Keime schon ebensoviel typische Verschiedenheiten vorhanden als im entwickelten Individuum, besteht die Entwickelung bloß in Umbildung der praeformierten Mannigfaltigkeit?

Für die Existenz einer durch reine Neoevolution sich vollziehenden Ontogenese spricht am meisten von allen Argumenten die allerdings auf sehr komplexen Faktoren beruhende Begründung, die Weismann seiner neoevolutionistischen Theorie gegeben hat: die Vererbung einzelner (NB. blastogener) Merkmale, wozu auch die den Mendel'schen Regeln entsprechenden Vererbungstatsachen gehören.

Die Determinanten Weismanns sind nach seiner Definition [1]) Teile des Kernes, von denen jeder einzelne in bestimmter Beziehung zu bestimmten Zellen oder Zellenarten des zu bildenden Organismus steht derart, daß dieser Teil des entwickelten Lebewesens durch jenes Teilchen des Kernplasmas in seiner Existenz wie in seiner Natur bestimmt wird, also auch ohne sein Mitwirken nicht gebildet werden könnte. [2])

Bei solchen Geschehen erscheint die Selbstdifferenzierung sehr viele Teile als die spezifische Entwickelungsart der Neoevolution. Und das Ergebnis der Mosaikarbeit, der selbständigen Entwickelung der Viertel oder Achtel des Eies sowie vieler besonderer Anlagen: der Augenbecher, der

---

[1]) Vorträge über Descendenztheorie. 1902, S. 389.

[2]) Rhumbler hat (Naturw. Rundschau 1910, p. 483) berechnet, daß der menschliche Körper etwa 50.000 mal mehr Körperzellen enthält, als Eiweißmoleküle in einem menschlichen Chromosom, welches nach Weismann alle einzelnen Anlagen in sich trägt, enthalten sein können. Ich habe mich aber hier, bei der Besprechung bloß des Prinzipiellen absichtlich nur in ganz unbestimmten Ausdrücken bewegt.

Gehörbläschen (Spemann) etc. beweisen des weiteren die Existenz von Neoevolution irgend einer Art. *)]

Aber es ist nicht zu übersehen, daß die Differenzierung der Selbstdifferenzierungsbezirke nicht allein durch Selbstdifferenzierung, nämlich nicht auch durch Selbstdifferenzierung aller einzelnen Unterteile des Bezirkes geschehen kann, sondern, daß die Unterteile differenzierend auf einander wirken müssen und dadurch die neue Mannigfaltigkeit, eben das Differenzierte hervorbringen, daß also die Selbstdifferenzierung durch neoepigenetisches Wirken der Unterteile des Be-

*) Anmerkung: Ein großer Anteil der Neoevolution an der typischen Ontogenese beeinträchtigt nicht die Notwendigkeit eines großen Anteils der Neoepigenesis an der atypischen Ontogenese. Und ebenso wird durch ihn nicht das geringste über die Phylogenese praejudiziert. Ob letztere mehr neoepigenetischen oder mehr neoevolutionistischen Ursprungs ist, ist durchaus eine Frage für sich. Sobald aber durch sie typisches also Vererbbares geschaffen ist, muß dieses in der Vererbungssubstanz determiniert sein.

Falls aber in der Phylogenese vieles neoevolutionistisch praeformiert war, so wäre es immerhin überraschend, wenn dasselbe in der Ontogenese epigenetisch praeformiert wäre. Für die epigenetische Determination ist es übrigens viel schwieriger ganz typische Produkte zu liefern als für die neoevolutionistische Praeformation; und es müssen ferner wohl besondere Einrichtungen für „begrenzte Wirkung" des epigenetischen Geschehens vorhanden sein. — Wenn das sogen. biogenetische Grundgesetz wirklich ein Gesetz, also die Bezeichnung des ausnahmslosen Wirkens besimmter Faktoren wäre, statt bloß eine Rekapitulationsregel infolge der Notwendigkeit des Sichbewährens zu sein (s. o. S. 275), so würde es außer für die Formen und Strukturen ebenso für die Art des Geschehens bei deren Herstellung gelten müssen. So aber besteht keine „gesetzmäßige" Veranlassung für eine Identität des Bildungsgeschehens in der Phylo- und Ontogenese.

Andererseits aber ist nicht zu verkennen, daß dieselben Gründe des Nichtstörens des Ueberlieferten wie für die Formen auch für die Arten des Geschehens in der Ontogenese gelten. Und da zeigt sich, daß auf neoevolutionistische Weise hergestellte Aenderungen im allgemeinen in dieser Hinsicht günstiger sind als neoepigenetische, weil erstere den Gang der Entwickelung nicht gleich so weitgreifend alterieren als letztere. Doch sind auch letztere Wirkungen nötig. So hat Gustav Wolff in scharfsinniger Weise nachgewiesen, daß im Laufe der Phylogenese oft gleichzeitig vererbte Veränderungen verschiedener Organsysteme z. B. in Gehirn und Peripherie bei der Bildung der Sinnesorgane etc. nötig waren; und außerdem waren bei der Bildung neuer Stämme und Klassen des Tier- und Pflanzenreichs erst recht weitgreifende gleichzeitige Aenderungen erforderlich. S. Ges. Abh. I, 123, 377, 561, II, 64, 216.

zirks hervorgebracht wird. Dies ergibt sich auch schon daraus, daß größere Bezirke sich weitergehend differenzieren, als die einzelnen Unterteile, auch bei Fernhaltung aller Schädlichkeiten. Eine halbe Froschblastomere entwickelt sich weiter als eine 1/4 Blastomere, eine halbe Blastula weiter als ein kleines Stückchen derselben, ein ganzer Augenbecher weiter als ein kleines Stück desselben. Der kleinere Teil stellt seine Entwickelung früher ein, kann aber noch eine Zeit lang weiter leben. Alles dies beweist, daß zu seiner weiteren Entwickelung die differenzierende Mitwirkung der anderen Teile nötig ist.

Auch rein theoretisch läßt sich ableiten, daß die Neoevolution nicht für sich allein nicht ohne Neoepigenese in einer Ontogenese vorkommt. Denn da z. B. die äußere Gestalt und die sichtbare Struktur des Eies andere und zwar einfachere sind als die des entwickelten Wesens, (auch abgesehen von der Größenverschiedenheit) so muß durch Wirken die relative Lagerung der Teile verändert und so die neue Mannigfaltigkeit an Gestaltung hervorgebracht worden sein. Wenn aber ein Teil eines dicht zusammengefügten Ganzen sich verändert, sich umgestaltet oder verschiebt, so muß er die Nachbarteile mit ändernd beeinflussen. Reine Selbstdifferenzierung eines Bezirks des Ganzen ist also auch hierbei nicht möglich, eben weil die Mannigfaltigkeit selbst durch primär rein neoevolutionistische Umbildung zugleich vermehrt wird wie in dem obigen „Entwickelungsmodelle". (S. 291.)

Es sprechen noch manche Tatsachen gegen die Ontogenese durch reine Neoevolution, wenn auch nicht gegen die Neoevolution an sich:

So erstens die Kopulation der Geschlechtszellen.

Wenn jede dieser beiden Zellen nach Weismann Millionen typisch verschiedener, die einzelnen Körperformen und Strukturen determinierender Teile enthält, so erscheint es sehr schwierig, daß die einander entsprechenden Teile der weiblichen und der männlichen Individualanlage passend zusammengefügt werden, selbst wenn die Anlagen nach Boveri auf die verschiedenen Chromatosomen verteilt und außerdem noch in jedem wohl geordnet sind, und wenn auch die nötige passende Zusammenfügung erst sukzessive im Laufe der Bildung vieler Zellgenerationen geschieht.

Derselbe Einwand ergibt sich aus der Verschmelzung von zwei Eiern zu einem Ei nach Metschnikoff, Sala, zur

Straßen mit normaler Entwickelung. Er ist vielleicht noch etwas gewichtiger, weil die Eistruktur zu dieser Vereinigung nicht besonders eingerichtet ist, da hier ein anormales Geschehen stattfindet. Doch wenn die Anlagen bestimmt aufgereiht sind, wie es im Chromatin der Kernsubstanz behufs der Kopulation der Geschlechtskerne angenommen werden kann, so kann dieselbe Anordnung auch bei der Kopulation von Eiern Verwendung finden.

Aber für die geordnete Kopulation der in den Zellleibern vorhandenen Mannigfaltigkeiten von Stoffen und Strukturen bestehen solche Vorrichtungen sicher nicht. Ich habe aus letzterem schon im Jahre 1883 gefolgert [1]), daß der Zelleib mehr durch Wiederholung der gleichen Teile dargestellt wird als der Zellkern.

Doch enthält auch der Zelleib des Eies determinierende Qualitäten. Ich erwies in den Jahren 1884—86 experimentell durch willkürlich lokalisierte Befruchtung sowie durch abnorme Zwangslage an Froscheiern, daß durch künstlich bewirkte Lagerung bestimmter sichtbar verschiedener Dotterteile die caudale und cephale Seite des künftigen Embryos und seine Richtung im Froschei beliebig bestimmt werden können [2]) und Boveri, A. Fischel, Driesch und Conklin zeigten Aehnliches später an Eiern der Seeigel, Ktenophoren und Ascidien.

---

[1]) Ueber die Bedeutung der Kernteilungsfiguren. Leipzig 1883.

[2]) a) Tageblatt der Naturforscherversammlung zu Magdeburg 1884, S. 330.

b) Beitrag III zur Entw.-Mechan. des Embryo: Ueber die Bestimmung der Hauptrichtungen des Froschembryo und über die erste Teilung des Froscheies. Breslauer ärztliche Zeitschrift, März 1885, Nr. 6—9 oder Ges. Abh. II, S. 277—344.

c) Beitrag IV. zur Entw.-Mechan. des Embryo. Die Bestimmung der Mediumblase des Froschembryo durch die Kapitulation des Eikernes und des Spermakernes. Arch. f. mikroskop. Anatomie, Bd. 29, Februar 1887, oder Ges. Abh. II, S. 344—418.

Diese beiden Abhandlungen sind in ihrem wesentlichen Inhalt lange Zeit unbekannt geblieben, zumal die erstere. Die experimentellen Ergebnisse der ersteren beziehen sich allein, die der letzteren größtenteils auf den Dotter; sie lieferten die ersten experimentellen Beweise für die oben angegebene Gestaltung determinierender Bedeutung der Anordnung sichtbar verschiedener Dotterteile, wodurch die Isotropie des Dotters, an die O. Hertwig immer noch glaubt, in Bezug auf die typische Entwicklung des Froscheies definitiv widerlegt war. Bei atypischem Geschehen gilt

Für eine relative Einfachheit, aber nicht für vollkommene Isotropie des Dotters sprechen auch meine Anstichversuche mit großem Extraovat, sowie auch die Umkehrungsversuche der Eier, weil dabei die Dottermassen etwas durcheinander kommen, gleichwohl aber normale Embryonen gebildet werden können. Bei starkem Durcheinanderkommen hört aber die Entwickelungsfähigkeit auf.

Am meisten sprechen gegen alleinige Neoevolution drei weitere Experimente. Das sind Versuche, in denen mehr als normal aus einem Ei gebildet wird. Ich sah dies nach Abtötung einer der ersten beiden Blastomeren des Froscheies, indem ohne Verwendung der operierten Eihälfte der zuerst gebildete Halbembryo sich später zu einem ganzen Embryo „postgenerierte“. Morgan sah nach dem gleichen Versuch, den er aber mit Umkehrung des Eies kombinierte, daß sogleich ein ganzer Embryo aus dem halben Froschei gebildet wurde. Und O. Schultze erhielt durch starke Pressung mit Umkehrung der Froscheier nach der ersten Furchung „regelmäßig gebildete“, d. h. meiner „Regel“ der doppelten Symmetrie der Organanlagen entsprechende, mehr oder weniger weit gehende Doppelbildungen, deren Entstehung

---

dies teils auch noch in der gleichen Weise (bei Zwangslage), teils kommen Abweichungen vor (bei gepressten Froscheiern). Wir wissen nicht, welcher Teil hierbei von verschiedenen Faktoren dann ausschlaggebend wirkt (vielleicht der zentrale, um den Eikern liegende Dotter). (Siehe Roux, Anatom. Anzeiger Bd. 23, 1903, S. 176 u. f.)

Bei der speziellen theoretischen Deutung meiner experimentellen Ergebnisse ließ ich zur Ausführung des bei der typischen Entwickelung von der Dotteranordnung aus Determinierten den Zelleib seiner Besonderheit entsprechend beschaffenes Kernmaterial aktivieren und dieses in den Zelleib übertreten, wodurch die Dotterspezifizierung nun, wie ich annahm, in ihrer Art befestigt würde. Dieses letztere wurde später, vom Jahre 1894 an auf Grund der in abnormen Verhältnissen gewonnenen Versuchsergebnisse von Driesch, Wilson, Morgan, Born, O. Hertwig, u. A. als nicht richtig beurteilt. (Vergl. Roux, Anat. Anz. Bd. 23, 1903, S. 176, § 13 u. 14, S. 177, § 21.) Das betraf jedoch nur meine theorethische Deutung, die ich als „eine Möglichkeit der Ableitung“ bezeichnet hatte, ohne auf eine andere Möglichkeit einzugehen. Das theoretische Interesse überwog indeß damals so sehr, daß über der Differenz im Theoretischen meine Tatsachen der determinierenden Wirkung des Dotters vollkommen übergangen wurden. Erst in letzter Zeit, als A. Brachet sie bestätigte und als Boveri u. A. Aehnliches an anderen Eiern konstatierten, fand sie theilweise Berücksichtigung.

Siehe auch die Anmerkung Seite 292 u. f.

ich und Wetzel von der determinierenden Umordnung des Dotters ableiteten [1]).

Bei reiner Neoevolution müßten hierbei durch diese Eingriffe Millionen Einzelanlagen verdoppelt worden sein, und zwar im letzteren Versuch bei starker Pressung mehr, bei geringerer Pressung zwar weniger, aber doch alle bis gerade an je eine bestimmte künftige Ebene des Embryo heran. Das ist alles rein evolutionistisch total unmöglich, deutet im Gegenteil auf relativ einfache Determination der Bilateralität der Entwickelung hin.

Noch mehr deuten auf relative Einfachheit hin die Driesch und Morgan gelungene Verschmelzung von zwei Seeigelblastulae mit nachfolgender Bildung eines einfachen Seeigel, sowie das Umgekehrte: Spemanns Durchschnürung der Amphibienblastulae mit dem Erfolg der Produktion von Doppelbildungen aus „einer" Blastulae. Beides kann doch nur geschehen, wenn das Determinierende dieser Entwickelungsstadien nicht durch zahlreiche typisch verschiedene Teile gebildet wird. Wenn das aber auf der Blastulastufe noch nicht der Fall ist, so ist es für den noch unentwickelten Keim um so weniger anzunehmen. Manche andere Versuche, auf die bei der hier gebotenen Kürze nicht mehr eingegangen werden kann, sind in gleicher Weise zu deuten.

Wir dürfen also sicher folgern, daß der Keim „relativ" wenig typische Verschiedenheiten besitzt im Verhältnis zu den vielen Millionen von Verschiedenheiten des entwickelten Lebewesens. Indem er dieses große Plus an Verschiedenheiten produziert, findet also sicher Neoepigenesis statt.

Als Beispiel epigenetischer Mannigfaltigkeit sei noch an die schon oben erwähnten funktionellen Knochenstrukturen erinnert. Diese sind sicher epigenetische Produkte, soweit sie nicht durch Vererbung in Periode I, also ohne Funktion durch besondere vererbte Gestaltungsmechanismen hergestellt werden [2]), sondern in Periode II oder III meiner Einteilung durch die funktionelle Beanspruchung als direkte Anpassung entstehen. Das gilt für alle die funktionellen Anpassungen; sie sind neoepigenetischer Natur und schaffen bei geändertem Gebrauche z. B. der Muskeln an vielen Muskeln neue Formen, bilden in den

[1]) S. Ges. Abh. II, S. 932.

[2]) S. Ges. Abh. II, S. 231.

Blutgefäßen, im Zentralnervensystem viele Aenderungen der Bahnen aus, wie ich 1881 in der Schrift über den Kampf der Teile dargetan habe [1]).

Es sei aber doch noch die Frage aufgestellt und behandelt: Ist etwa entgegengesetzter Weise die Ontogenese „reine" Neoepigenese, also primitivsten, bifaktoriellen Ausgangs? Geht die individuelle Entwickelung von nur zwei typischen Verschiedenheiten aus, durch deren „Wirken" die ganze typische Mannigfaltigkeit des entwickelten Lebewesens produziert wird?

Es wurde oben (S. 290) an anorganischen Beispielen gezeigt, daß beim Wirken von auch nur drei bis vier verschiedenen Faktoren unendlich viel neue Mannigfaltigkeit produziert werden kann, z. B. durch Erzeugung der magnetischen Kraftlinien in den auf eine Platte gestreuten Eisenfeilspänen oder auch der Chladnischen typischen Klangfiguren auf einer mit Sand bestreuten eingeklemmten Platte, und daß durch Wiederholung der Einwirkung von anderer Stelle aus die Mannigfaltigkeit sehr vervielfältigt werden kann. Gleichwohl erscheint es mir vollkommen unmöglich, daß von so einfacher Basis aus eine so überaus vom Geometrischen abweichende, typisch komplizierte Figur wie etwa auch nur das Profil eines Löwen hergestellt werden könnte, obschon einst eine Exzellenz, welche ein physikalisches Institut besuchte, nach der Demonstration der Chladnischen Klangfiguren eine solche Vermutung fragend äußerte. Zu solchen typischen besonderen Gestaltungen gehören sehr viele Determinanten, wenn auch nicht notwendig so komplizierte, wie sie die „rein evolutionistische" Determinantenplatte des mechanischen Zeichners enthält. Für eine solche Leistung ist ein Anfang selbst mit 10 neoepigenetischen Determinanten wohl noch zu einfach; um wie viel mehr für ein ganzes Lebewesen mit allen seinen äußeren Formen und inneren sichtbaren und unsichtbaren Strukturen.

Dazu kommt noch ein bisher nicht erwähnter Grund, der die Determination sehr erschwert und zur Vermehrung der Determinationsfaktoren nötigt. Das ist die weiche, zum Teil halbflüssige Beschaffenheit des tierischen Bildungsmaterials. Schon das oben erwähnte Entwickelungsmodell bekundet infolge seiner weichen Beschaffenheit in hohem Maße

---

[1]) S. Ges. Abh. I, S. 122, 174: 353, 364—367.

den die spezifische Formenbildung störenden, nivellierenden Einfluß äußerer Einwirkung, hier die Schwerkraft. Ebenso zeigt meine Selbstkopulation der Tropfen, obgleich sie eines der am schönsten zu demonstrierenden Experimente mit gutem Enderfolge darstellt, an den fortwährend vorkommenden Störungen des Verlaufs doch, wie sehr die flüssige Beschaffenheit selbst bei einem so straffen bestimmten Geschehen wie dieses zu Alterationen Gelegenheit ja Veranlassung gibt. Lange bevor ich diese Versuche anstellte, hatte ich schon aus dem speziellen Studium der Gestaltungen, z. B. der funktionellen Struktur und Gestalt der Schwanzflosse des Delphin wie des Fußes des Menschen erschlossen, daß viele typische Gestaltungen auch typischer Weise schon doppelt determiniert sind.[1]) Dazu kommt noch die bei Störungen aktivierte gestaltliche Selbstregulation der Organismen, die ich aus der Jahrtausende langen, trotz des weichen Bildungsmateriales und des stetigen Wechsels äußerer Umstände bestehende Konstanz der Spezies als eine nötige universelle Eigenschaft der Lebewesen abgeleitet und aufgestellt hatte. Zu dieser Regulation gehört eine weitere Mannigfaltigkeit der Determinanten des Keims.

Soweit die Ontogenesis durch Neoepigenesis geschieht, soweit läßt sich ein einziges Merkmal des entwickelten Individuums nicht auf ein oder zwei „besondere“ Determinationsfaktoren im Keim zurückführen, wie bei der reinen Neoevolution, da jeder der relativ wenigen anfänglich vorhandenen Faktoren durch sein Wirken, d. h. durch Zusammenwirken mit anderen, also durch sogenannte Korrelationen viele neue Mannigfaltigkeiten produziert.[2])

Erst wenn dabei viele einzelne Bezirke produziert sind, und so sukzessive die Praeformation vermehrt ist, wenn z. B. viele der Selbstdifferenzierung fähige Bezirke durch die Furchung gebildet sind, dann ist eine speziellere Beziehung ein-

---

[1]) Siehe Ges. Abh. I, S. 507, Vortr. I, S. 108, 243.

[2]) Bei der Neoepigenesis ist die Entwickelung aller Teile mehr vom Ganzen abhängig, alles ist mehr einheitlich. Die Entwickelung erfolgt durch weitgreifende differenzierende Wechselwirkung der Teile untereinander. Störungen des Entwicklungsgeschehens auch zunächst bloß lokaler Natur, machen sich in weiteren Kreisen bemerkbar, und veranlassen daher auch allgemeine gestaltlichere Regulationen. Die Reparation und Regeneration sind leichter möglich, wenn normaler Weise schon das Ganze und die

zelner, jetzt schon mehr expliciter Teile zu späteren Teilen möglich. Das hat aber keine Bedeutung mehr für den Vererbungsmechanismus.

Da die entwickelten charakteristischen formalen Merkmale zumeist aus Zellen bestehen, das Ei aber selber nur eine einzige Zelle ist, so können schon deshalb diese „entwickelten“ Teile nicht ihnen gleichwertigen Teilen des Eies entsprechen, sondern sie müssen auch bei Neoevolution von ganz andersartigen Teilen herstammen. Dasselbe gilt außer von den aus Zellen bestehenden entwickelten Teilen auch von vielen Gestaltungen des Soma, welche durch typisches Eigenwachstum und Selbstgestaltung der Intercellularsubstanzen bedingt sind. Die Selbstgestaltungen der Intercellularsnbstanzen werden nach G. Schlaters und meiner Meinung zur Zeit noch sehr unterschätzt. Ihr typisch gestaltendes Wachstum ist sicher nicht nur von den zugehörigen Zellen, als den angeblich allein lebenstätigen und allein mit typischem vererbten Gestaltungsvermögen versehenen Teilen abhängig, wie man dies jetzt noch annimmt; sondern die Intercellularsubstanzen des Knorpels, vielleicht auch des Bindegewebes und Knochens haben wohl auch eigene, typisch lokalisierte und gerichtete vererbte Wachstumspotenzen.

Es läßt sich aber anderseits, wie ich bereits sagte, nicht leugnen, daß Weismann in den Vererbungstatsachen der Variationen, z. B. in denen des Mendelismus und in den Geschlechtschromosomen sehr gute Gründe für die Annahme einer sehr ins Detail gehenden neoevolutionistischen Praeformation hat. Dagegen sprechen aber die angeführten entwickelungsmechanischen Ex-

---

Teile zur Bildung und zur Erhaltung in gestaltlicher Fühlung miteinander stehen, als wenn, wie es bei der reinen Neoevolution angenommen wird, viele Tausend Teile sich selbständig, unabhängig von einander entwickeln.

Wenn auch vermutlich viel mehr neoevolutionistisch tätige Determinanten im Kern vorhanden sind als neoepigenetische, so folgt daraus keineswegs, daß der Neoevolution der größere Anteil auch nur an der auf typischem Wege produzierten Mannigfaltigkeit zukäme, da die Neoepigenesis mit wenig Faktoren millionenfache Verschiedenheiten produzieren kann.

Wir können es ferner auch nicht zurückweisen, daß nicht dieselben Determinanten zugleich oder nach einander je nach den Umständen sowohl neoevolutionistisch wie neoepigenetisch wirken können, wie dies schon in meinem Entwickelungsmodell geschieht.

perimente, besonders die der Verschmelzung der Eier und der Blastulae mit Bildung bloß eines Individuums, der künstlich veranlaßten Bildung zweier Lebewesen aus einem Ei sehr für Einfachheit und neoepigenetische Art der Praeformation.

Versuch zur Lösung des Dilemmas.

In diesem Dilemma habe ich bereits 1895 nach einer Lösung gesucht und dabei ein Prinzip angewandt[1]), das von vielen Forschern vertreten und durch neue Argumente gestützt worden ist. Das ist die ganz verschiedene determinierende Bedeutung von Zelleib und Zellkern des Eies für den Gang der individuellen Entwickelung.

Es wurde oben Seite 305 erwähnt, daß die grobe Hauptanordnung der sichtbaren Dottersubstanzen die Hauptrichtungen des Embryo im Froschei, also im Dotter, bestimmen kann. Da sich dies sowohl durch künstlich lokalisierte Befruchtung wie bei natürlicher Befruchtung durch schiefe Zwangslage in beliebig verschiedener Richtung am einzelnen Ei bestimmen ließ, wies ich (1885) darauf hin, daß die Bestimmung der Hauptrichtungen des Embryo im Ei, also die ersten Richtungsbestimmungen, gleich der Wahl eines Koordinationssystems, die variabelsten wie auch die am leichtesten zu treffenden sein könnten.[2]) Auch nach der ersten, NB. typischen Bestimmung sind sie durch äußere Einwirkungen noch sehr veränderlich. Wenn diese Richtungen erst fest bestimmt sind, ist das Speziellere der Gestaltung in seiner Lokalisierung nicht mehr variabel.*)

---

[1]) Ges. Abb. II, S. 938 und Vortr. I, S. 67 u. f.

[2]) Ges. Abb. II, S. 300, 350.

*) Anmerkung: Diese Vermutung der auf viele Weisen möglichen Bestimmung der Hauptrichtungen des Froschembryo im Ei hat jetzt durch die künstliche Parthenogenesis, welche E. Bataillon und danach auch A. Brachet bei Froscheiern gelungen ist, eine neue Bestätigung erhalten. Letzterer Forscher fand nämlich dabei die an befruchteten Eiern von mir erwiesenen Lagebeziehungen des Froschembryo zum Dotter, insbes. zu dem von mir entdeckten „typischen grauen halbmondförmigen Saum", auch an nicht befruchteten, parthenogetisch sich entwickelten Eiern wieder, obgleich hier kein Samenkörper vorhanden ist, dessen Eintrittstelle gerade gegenüber dieser graue Saum sonst gebildet wird. Die Bestimmung wird hier also wohl durch eine infolge der Zwangslage der Eier im Uterus entstandene, von mir durch Schwimmenlassen der unbefruchteten Eier 1884 erkannte, geringe oder große exzentrische Anordnung des Nahrungsdotters, welche typischer Weise durch die Wirkung der Befruchtung abgeändert

Auch neuere Versuche an schwach zentrifugierten Eiern, von Boveri und Hogue, Lillie, Morgan und Spooner lassen ähnliche Folgerungen zu. Diese Versuche deuten darauf hin, daß die Anordnung mancher Dottersubstanzen verschiedener Eier mindestens diese allgemeinsten Gestaltungen, die Hauptrichtungen des Embryo determiniert, daß der Dotter die Richtung der Medianebene sowie Cephal und Caudal, Dorsal und Ventral an ihr, damit die Antimeren genau bestimmt, und daß er durch seine Gestalt auch die Verdoppelung des Embryo veranlassen kann, wie ich das 1894 erörtert habe.[1]) Der Zellkern dagegen bestimmt dann mit seinen vielen evolutionistischen Qualitäten wohl die besondere klassen-, gattungs- und speziesgemäße Qualität der Detailausführung der vom Zelleib determinierten allgemeinen, sei es einfachen oder doppelten Gestaltungen.

Der Zelleib wirkt danach mehr neoepigenetisch und zwar das Allgemeinste determinierend und entwickelnd, der Zellkern mehr neoevolutionistisch.[2]) Vom Zelleib aus wird also bestimmt, ob im Zellkern bloß das Material für die Bildung der rechten und linken, caudalen oder cephalen Hälfte des Embryo aktiviert wird, oder ob das Material zu Doppelbildungen zubereitet also verdoppelt wird.

Es kann hier nicht weiter auf diese schwierigen und noch vielfach umstrittenen Fragen eingegangen werden.

Um unser Urteil kurz zusammenzufassen, so erachte ich es für sicher, daß das Ei und Spermatosoma neoevolutionistische „und" neoepigenetische Praeformation enthalten muß, und daß die typische Ontogenese eine Kombination von Neoepigenese und Neoevolution

---

und ersetzt wird, bestimmt. (Siehe auch Roux, Anat. Anzeiger, Bd. 23, 1903. S. 174, § 3 und 4, S. 176, § 15.) In den Eiern ohne der Schwerkraft besonders unterworfenen Nahrungsdotter muß eine andere, sei es typische oder zufällige Anordnung bei der künstlichen Parthenogenese den bestimmenden Ausschlag geben.

[1]) Verhandlgn. d. deutsch. Anat. Ges., 1894 zu Straßburg. S. 148—150 und Ges. Abb. II, S. 932—938, 1011, 1018 u. Vortr. I, S 67 u. f.

Ich wies auch darauf hin (Vortr. I, S. 70), daß auf diese Weise die Bildung von zwei Seelen aus einem bloß für die Bildung einer Seele angelegtem Materiale künstlich veranlaßt werden kann, eine Folgerung, die dann auf dem Umwege über Paris in deutschen Tages-Zeitungen mit Staunen verbreitet wurde.

[2]) Vortrag I, S. 245.

ist.[1]) Die Art dieser Kombination ist vielleicht bei verschiedenen sogar bei einander nahestehenden Tierabteilungen erheblich verschieden. Darauf deutet schon die Verschiedenheit der typischen entwickelungsmechanischen Potenzen der Furchungszellen hin, welche teils mehr neoevolutionistischer Art (Mosaikeier), teils mehr neoepigenetischer Art sind.

Diese Kombination kann an sich z. B. so gedacht werden, daß Neoevolution und Neoepigenesis neben einander vorkommen z. B. neoepigenetische Tätigkeit des Zelleibes und neoevolutionistische Leistungen des Zellkerns; oder im Gegenteil daß beide Arten bei jedem Geschehen miteinander verbunden sind, sodaß an keiner Stelle reine Evolution, also keine Umbildung ohne Vermehrung der Mannigfaltigkeit vorkäme. Aber auch diese letztere Kombination könnte wieder sehr verschieden sein und zwar wieder lokal verschieden, etwa so, daß bei der Entwickelungstätigkeit des Zellleibes die Epigenese stärker ist als die Evolution, während es bei der Tätigkeit des Zellkerns vielleicht umgekehrt ist. Wir wissen bis jetzt nur:

Reine Neoepigenese ohne jede Umbildung von Mannigfaltigkeit kann es gar nicht geben, da bei der neoepigenetischen Tätigkeit die anfänglichen Determinationsfaktoren sich „umändern" müssen. Und wir erkannten oben Seite 304, daß auch reine Evolution nicht möglich sein kann, zum mindesten, weil bei dem dichten Beisammensein die gestaltliche Umänderung eines Teiles auch die Aenderung von Nachbarteilen „bewirkt", womit also neue Mannigfaltigkeit produziert, die Mannigfaltigkeit somit vermehrt wird.

Demnach muß behufs Vererbung somatogener Variationen außer der Translatio hereditaria sowohl neoevolutionistische wie neoepigenetische Implikation stattfinden. Dazu kommt noch für die Neoevolution die blastogene Insertion.

Alle diese Vorgänge sind aber gänzlich dunkel, zur Zeit gar nicht vorstellbar Und wenn nicht jetzt mit großer Energie gearbeitet und bereits experimentelle Ergebnisse, welche sehr für die Vererbung einiger Arten von somatogenen Variationen sprechen, gewonnen worden wären, würde ich nicht Veranlassung

---

[1]) Bei der atypischen, speziell bei der regulatorischen Ontogenese muß aber die Epigenese einen viel größeren Anteil haben als bei der typischen Entwickelung.

genommen haben, meine vor fast 30 Jahren gemachte Analyse hier weiter auszuführen und eingehender zu begründen.

Wenn es diese Mechanismen der Translatio und blastoiden Metomorphose gibt, ist es wohl erst recht annehmbar, daß vom Soma auf das Keimplasma übertragene Variationen nicht immer derartige sind, daß bei ihrer Entwickelung am Soma wieder ganz oder annähernd dasselbe wie ursprünglich entsteht. Dann hätten wir in diesen Mechanismen zugleich eine Ursache von Keimplasmavariationen, ebenso wie die unvollkommene Assimilation eine Quelle solcher sein kann. (S. o. S. 273.) Wenn dann noch nachträglich die Assimilation dieser Variation erworben wird, so ist die neue Variation auch noch vererbbar.

Die Vererbung somatogener Variationen ist also ein überaus kompliziertes, von der genauen Erfüllung vieler Bedingungen abhängiges Geschehen, sodaß wir uns nicht wundern werden, wenn es nur in bestimmten Kategorien von Fällen regelmäßig geschieht. Es untersteht also wohl keinem allgemein gültigen Gesetze, sondern ist oft von dem zufälligen Zusammentreffen günstiger Umstände abhängig. Folgte es dagegen einem allgemein gültigen Gesetze, was aber schon durch die Nichtvererbung der Gestaltungen der funktionellen Anpassungen und der Verstümmelungen ausgeschlossen ist, so würde dies eine prästibilierte Harmonie des Lebensgeschehens bekunden, welche alle bisher bekannten wunderbaren Lebensleistungen weit hinter sich ließe.

Die experimentellen Ergebnisse vom Przibram, Kammerer, Sumner u. a., welche auf Vererbung somatogener Eigenschaften hinweisen, werden wohl von anderen Autoren in dieser Gedenkschrift dargestellt sein.

III. Die Arten der Parallelinduktion.

Ehe wir schließen, sei noch die Frage behandelt, ob es nicht noch eine andere Methode gibt, welche ohne Translatio, blastoide Metamorphose und blastogene Insertion zu demselben Effekt führen kann, den wir vorstehend als Vererbung vom Soma erworbener Eigenschaften bezeichnet haben.

Das ist bekanntlich in manchen Fällen denkbar und wird durch die Annahme der sogenannten Parallelinduktion erklärt. Die bisher angenommene Art derselben können wir, da

sie das entwickelte Soma und das Plasma der Keimzellen angeblich identisch verändert, somatisch-plasmatische Parallelinduktion nennen.

Dieselbe wurde bisher so gedacht, daß die äußere alterirende Einwirkung nicht bloß auf das Soma, sondern auch auf die in ihm eingeschlossenen Keimzellen wirkt und beide zugleich und in gleichem Sinne alteriert. Auf diese Weise wurden die berühmten Versuche von Standfuß und von E. Fischer erklärt. R. Semon verwirft indeß (loc. cit.) diese Erklärungen und führt gegen sie an, daß manche dieser äußeren Einwirkungen nicht bis zu den Keimdrüsen durchdringen, andernfalls aber, daß die Einwirkungen bei dem Eindringen selber verändert werden, sowie daß den Keimzellen auch die am Soma vorhandenen Perceptionsorgane für die Aufnahme dieser Reize fehlen.

Ich billige manche seiner Einwendungeu, halte aber doch die totale Verwerfung dieses Geschehens mit Przibram [1]) nicht für berechtigt. Anderseits ist nicht zu verkennen, daß auch bei ganz gleicher Einwirkung eines Agens auf das entwickelte Soma und auf die Keimzellen, doch beide durch dieselbe passiv total verschieden verändert werden müssen, und aktiv total verschieden darauf reagieren müssen. Das ist deshalb nötig, weil, wie wir gesehen haben, sowohl bei evolutionistischer wie bei epigenetischer Praeformation Keimplasma und Soma überaus verschieden von einander sind.

Ein gleicher Erfolg der Einwirkung auf sie beide, eine wirkliche Parallelinduktion durch ein und dasselbe Agens auf Soma und generatives Keimplasma ist daher total ausgeschlossen.

Biplasmatische Parallelinduktion.

Trotzdem aber ist der angenommene Effekt nicht unmöglich und sogar gut verstellbar. Dies ist der Fall, wenn wir die oben bereits erwähnte, 1881 von mir zu anderem Zwecke, nämlich zur Erklärung der Regeneration und der sonstigen gestaltlichen Regulationen gemachten Annahme heranziehen und verwerten.

Dies ist die Annahme, daß die regenerationsfähigen und sonstig zu großer gestaltlicher Regulation aktiv fähigen soma-

[1]) Hans Przibram. Experimental-Zoologie III. Phylogenese inklusive Heredität. Wien 1910. S. 244.

tischen Zellen noch Vollkeimplasma enthalten, daß ferner dieses Keimplasma an der individuellen Entwickelung des Soma wenigstens regulierenden Anteil nimmt, also mit der bereits gebildeten expliciten Gestalt in Fühlung steht. Dies geschehe, wenn diese Gestalt und Struktur durch Defekt oder durch erhebliche Alteration etc. gestört ist. Ersteren Falles werde unter Aktivierung von Teilen dieses Keimplasmas (welches das „typische Ganze“ „in noch unentwickeltem Zustande repräsentiert“), die Ausgleichung des Defektes am „nicht mehr vorhandenen“ „entwickelten Ganzen“ ermöglicht [1]). Dieselben Grundannahmen können wir nun zur Erklärung der „scheinbaren Vererbung“ durch Parallelinduktion in folgender Weise verwerten.

Diejenigen äußeren Einwirkungen, welche die Gestaltung des Individuums und zugleich die seiner Nachkommen alterieren, alterieren (von nicht vererblichen direkten Aenderungen der differenzierten Teile des Soma abgesehen) das in den Somazellen enthaltene somatische Keimplasma; dieses veränderte Keimplasma wirkt dann in „irgend einer“, aus der Art der gegenseitigen Be-

---

[1]) Ges. Abb. II, S. 842, 1022. Vortr. I, S. 83.

Diese Annahme bezeichet also bloß eine allgemeine mechanistische Vorbedindung des Regenerationsvermögens. Was im Speziellen geschieht, warum bald dasselbe, bald mehr, oder weniger oder gar anderes, als in Verlust geraten war, gebildet wird, somit über die speziellen determinierenden Ursachen dieser Arten des Geschehens ist damit natürlich nichts angedeutet. Nach Barfurth und Tornier können wir durch Regeneration schon Mehrbildung, Hyperdactylie, nach Morgan, Child, Bardeen u. a. sogar Doppelköpfigkeit künstlich bewirken. Meine Annahme bezeichnet bloß einen totipotenten Schatz von Potenzen aus dem durch zum großen Teil noch unbekannte Faktoren entnommen und aktiviert werden kann, resp. dessen Teile auch selber leitend tätig sind. Ob dies nach Childs, Holmes, Morgans, Korschelts oder Anderer Theorien geschehen oder nicht geschehen kann, beschäftigt uns hier nicht.

Diese Annahme wurde von mir hauptsächlich verwendet, um das anscheinend metaphysische Problem der Regeneration: daß aus einem Stück eines nicht mehr vorhandenen entwickelten ganzen Individuums das also bloß noch „ideell existierende Ganze“ real wieder hergestellt werden kann, in ein mechanistisches Problem zu verwandeln. Dies geschieht durch meine Annahme, denn es handelt sich danach nur noch darum, daß von dem vorhandenen unentwickelten Ganzen aus das defekte entwickelte Ganze wieder hergestellt wird. Dies Problem bedurfte, oder wenn man meine Annahme nicht akzeptieren will, bedarf auch der Lösung ebenso wie die Probleme der speziellen Ausführung, denen man sich bisher allein gewidmet und darüber, Barfurth ausgenommen, dieses große Hauptproblem vernachlässigt hat.

ziehungen beider Teile sich ergebenden Weise auf die weitere Gestaltung, Färbung etc. u. zw. wohl besonders des noch in der Entwickelung begriffenen Individuums. Da nun dies somatische Keimplasma gleich dem der im selben Individuum enthaltenen Keimzellen (Eiern, Spermatosomen) ist, so muß, sofern die äußere Einwirkung in gleicher oder eventuell auch in abgeschwächter Weise bis zu ihm vordringt, auch dieses generative Keimplasma die gleiche Veränderung wie das somatische Keimplasma oder eine gleichartige, vielleicht etwas abgeschwächte Veränderung erfahren. Wenn später dies identisch veränderte generative Keimplasma zur Bildung eines neuen Individuums aktiviert wird, so muß es dann auch ohne Fortdauer der ursprünglichen äußeren Einwirkung dieselben expliciten Veränderungen hervorbringen, wie sie früher bei dem elterlichen Individuum durch diese Einwirkung vom somatischen Keimplasma aus veranlaßt worden sind. Vorauszusetzen ist dabei, daß die eingangs erwähnten fünf Bedingungen der Vererbung blastogener Veränderungen erfüllt sind. Vorausgesetzt ist ferner, daß das generative Keimplasma sich zur Zeit der äußeren alterierenden Einwirkung auf das Alter in einer der von Tower ermittelten Perioden der Empfänglichheit für Alteration befand.

Ich will die auf diese Art vermittelte wirklich identische Parallelinduktion, da sie auf identischer Einwirkung auf zwei gleiche Keimplasmen heruht, die biplasmatische Parallelinduktion nennen.

Durch diese Annahme gewinnen wir also in der Tat die Möglichkeit einer wahren „Parallelinduktion“ und damit der identischen Veränderung von Elter und Nachkommen, sofern die alterierende äußere Einwirkung ohne Veränderung bis auf die Keimzellen wirkt; und zwar kann diese identische Veränderung geschehen ohne die Notwendigkeit der besonderen Translatio und der blastoiden Metamorphose einer expliciten Veränderung des Soma und daher auch ohne blastogene Insertio. Denn statt alles dessen hat eben irgend eine identische Variation der beiden Keimplasmen stattgefunden.

Es ist noch zu erwähnen, daß das somatische Keimplasma zu diesem Zwecke nur soweit Vollkeimplasma sein muß, als solche Parallelinduktion wirklich vorkommt. Wo sie fehlt, ist diese Annahme dafür natürlich nicht nötig. Die unvollkommene Regenerationsfähigkeit der höheren Tiere kommt auch

mit „Partialkeimplasma“ aus. Ob in den Somazellen der höheren Tiere das Reservidioplasson gleichwohl Vollkeimplasma ist oder nicht, ist nicht zu sagen. Bei den niedern Tieren deuten andere experimentelle Ergebnisse auf die Existenz von Vollkeimplasma hin, auch schon ohne Berücksichtigung der Regeneration. Für die höheren Tiere, Säugetiere, fehlen solche Tatsachen. Das von mir sogen. Hemitherium anterius des Kalbes (Ges. Abh. II, S. 446, 828) postgenerierte nicht, und die Furchungszellen von Säugetieren sind bis jetzt nicht durcheinander gebracht worden.

So hätten wir uns also doch der oben erst als nötig erwiesenen unvorstellbaren Vorgänge wieder entledigt?

Leider ist es nicht ganz so. Denn auch diese biplasmatische Art der Parallelinduktion ist bloß bei diffusen: z. B. thermischen, chemischen Einwirkungen und auch da nicht immer möglich, ebenso wie die bisher angenommene somatisch-plasmatische Parallelinduktion.

Die Hauptinsuffizienz der Parallelinduktion beruht darin, daß sie nur für ganz diffuse Einwirkungen möglich sein kann. Dabei können aber immerhin bestimmt lokalisierte Reaktionen die Folge sein; dies sofern bloß besonders beschaffene Teile der Keimplasmen (resp. des Soma) auf die diffuse Einwirkung reagieren.

Dagegen können am Individuum bestimmt lokalisierte Einwirkungen, mögen sie auch daselbst zunächst das somatische Keimplasma treffen, auf diese Weise nicht auf das generative Plasma übertragen werden, (Przibram, Semon) da diese lokalisierten Einwirkungen das generative Keimplasma überhaupt nicht erreichen, geschweige denn, daß sie es gerade an der der affizierten Somastelle entsprechenden Stelle treffen könnten.

Zu Vererbung solcher lokalisierter Alterationen des Soma wären, wenn das entwickelte Soma direkt verändert wird, natürlich wieder alle drei Vorgänge: Translation, Implikation und bei Neoevolution auch blastogene Insertion nötig. Wenn aber die primäre lokalisierte Alteration nur das somatische Keimplasma der Stelle beträfe und von da aus erst das Soma verändert würde, so wäre zu ihrer Vererbung nur die Translatio und eventuell die blastogene Insertion nötig; aber die Implikation fiele aus, da ja das somatische Keimplasma direkt verändert ist. Diese Veränderung müßte zur Vererbung unverändert, also ohne

Metamorphose auf das Generationsplasma „transferiert“ werden. Immerhin wäre der Ausfall der Implikation schon eine wesentliche Vereinfachung des Geschehens.

IV. Vererbung bei dem Fehlen einer besonderen Keimbahn.

Wir haben schließlich noch die Fälle zu erörtern, in denen eine besondere Keimbahn nicht nachweisbar ist, oder in denen sogar, wie bei dem Bandwurm nach Child und bei Amphibien nach Kuschokewitsch die Bildung der Keimdrüsen von differenzierten Somazellen aus erwiesen ist. Dann sind zwei Möglichkeiten denkbar: erstens diejenige der bisherigen Autoren des Inhalts, daß eine differenzierte Zelle mit ihren differenzierten Teilen sich unter wirklicher Retromorphose in Keimplasma und dann in geformte weibliche und männliche Keime umbildet. Dies Geschehen halte ich für nicht wahrscheinlich, kaum für denkbar, jedenfalls für nicht vorstellbarer als die oben besprochene Implikation. Besonders aber erachte ich seine Annahme zur Erklärung der genannten Tatsachen für nicht erforderlich. Denn wir können diese Tatsachen auf viel einfachere Art ableiten.

Diese Möglichkeit ist wieder in der Annahme vom Vollkeimplasma der Somazellen gegeben; und zwar ist dasselbe zu dieser Leistung nur in denjenigen Zellen anzunehmen nötig, welche zur Bildung der Keimdrüsen fähig sind.

Mit dieser unserer alten Annahme, hier speziell von Vollkeimplasma in den die Keimdrüsen produzierenden somatischen Zellen kann die Kontinuität des Keimplasma auch bei allen den Tieren, bei denen eine gesonderte Keimbahn nicht nachweisbar ist, ja bei denen die Bildung der Keimdrüsen von differenzierten Somazellen aus erwiesen ist, gleichwohl aufrecht erhalten werden. Das ist wohl R. Goldschmidt, dem Verfasser eines jüngst erschienenen guten Buches über Vererbungswissenschaft entgangen. Denn er sagt darin [1]) (S. 191) in Bezug auf diese Tiere: „Keine noch so ausgeklügelten Hilfsannahmen können in solchen Fällen eine Kontinuität des

---

[1]) R. Goldschmidt, Einführung in die Vererbungswissenschaft. Leipzig. 1911.

Keimplasmas supponieren". Er dehnt diesen Einwand auch auf die Regeneration aus.

Wenn dieses somatische Vollkeimplasma der vollkommenen Selbstassimilation fähig und in den Mechanismus der qualitativen Halbierung einbezogen ist, ist es vollkommen zureichend zur Uebertragung der überkommenen blastogenen Eigenschaften auf die Nachkommen bei den betreffenden Tieren sowie auch bei den Pflanzen, welche durch Ableger oder Stecklinge das ganze Lebewesen bilden können. Zudem ist es eine Annahme, welche gar nicht zu diesem Zwecke gemacht, „ausgeklügelt" wurde, die ihm aber gleichwohl in vollkommener Weise dient.

Dies somatische Keimplasma müßte bei der Bildung der Keimdrüsen mit Beteiligung von differenzierten Somazellen, nämlich des Bindegewebes, der Blutgefässe und Nerven unter der gewöhnlichen „abhängigen Differenzierung" derselben durch Wirkung des aktiven Gewebes die Keimdrüsen bilden. Das „indifferente" Keimplasma hätte die übliche individuelle Vorentwickelung*) zur Bildung der einzelnen männlichen und weiblichen Keime durchzumachen, wie es beim generativen Keimplasma auch geschieht. Es liegt also darin nichts ganz besonderes vor, wenn dies ganze Geschehen natürlich auch seine zureichenden Ursachen haben muß.

Die Vererbung somatogener Eigenschaften gestaltet sich dabei zu der Zeit, in der das spätere „generative" Keimplasma noch das Reserveidioplasson bestimmter somatischer Zellen darstellt, ebenso wie bei dem Geschehen der eben besprochenen biplasmatischen Parallelinduktion. Die alterierende äußere oder innere Einwirkung betrifft das somatische Keimplasma, dieses alteriert das zugehörige Soma. Ob eine Uebertragung, Translatio, der lokalen Alteration des Soma bereits auf die noch nicht gebildeten erst praedeterminierten generativen Keimzellen stattfindet, oder ob solches erst später nach deren Umbildung zu Keimzellen geschieht, ist nicht bekannt, ist aber insoweit

*) Anmerkung. Als **Vorentwickelung, Proontogenesis**, habe ich 1885 alle Entwickelungsvorgänge, die von dem einfachsten Zustand des generativen Keimplasson der Spezies bis zur Bildung der einzelnen Keime und bis zu ihrer Reife stattfinden, zusammengefaßt. Die Bildung der Sondereigenschaften des weiblichen und männlichen Keims stellt den akzessorischen Teil der individuellen Vorentwickelung dar. Dieser steht die phylogenetische Vorentwickelung des Keimplasmas gegenüber. — Siehe Ges. Abhdl. II, S. 280 u. S. 74.

unerheblich, als die Translatio vor der Bildung des generativen Keimplasmas auch nicht nötig ist.

Nach der Bildung der Keimdrüsen ist die Sachlage für die Vererbung somatogener Variationen genau so, wie sie vorstehend für den Fall der von Anfang an getrennten Keimbahn dargelegt worden ist. Für diffuse Einwirkungen ist vielleicht wirkliche Parallelinduktion möglich, für lokalisierte nicht.

Zur wirklichen Vererbung dagegen ist dann wirkliche Translatio und eventuell bei neoevolutionistischer Praeformation die blastogene Insertio nötig; eine blastoide Metamorphose ist wieder, wie bei der getrennten Keimbahn, nicht erforderlich, da die Alteration des somatischen Keimplasma schon die blastoide Beschaffenheit hat.

Unsere alte Annahme des Vollkeimplasmas in den Körperzellen macht auch alle anderen bekannten ungeschlechtlichen Vermehrungsarten unter Erhaltung der Kontinuität des Keimplasmas möglich.

Wir sehen also, daß die Annahme somatischen Keimplasmas nicht bloß zur Erklärung der Regeneration behülflich ist, sondern daß sie auch bei der Parallelinduktion gute Dienste leistet und selbst bei dem Fehlen besonderer Keimbahn die Kontinuität des Keimplasma herstellt und die Vererbung somatogener Eigenschaften erleichtert. Sie hat also manche Vorzüge vor den bisherigen Erklärungen, selbst vor der Weismannschen Fassung der Lehre von der Kontinuität des Keimplasma.

V. Uebersicht der anzunehmenden gestaltenden Korrelationen.

Stellen wir alle Vorgänge, alle gestaltenden Korrelationen, zu deren Annahme die vorstehenden Erörterungen über die Vererbung somatogener Variationen und über den Mechanismus der Regeneration und sonstiger gestaltlicher Regulationen Veranlassung gaben, zusammen, so sind es die folgenden:

I. Gestaltende Wirkungen zwischen generativem (mit oder ohne besondere Keimbahn gebildeten) Keimplasma und mehr oder weniger „entwickeltem" Soma:

a) vom Keimplasma zum entwickeltem Soma: indem das typische Keimplasma durch seine Aktivierung beim Aus-

bleiben von Störungen das Soma auf typische Weise produziert: das ist die typische Ontogenesis; sie besteht in Kombination von Neoevolutio und Neoepigenesis.

b) vom entwickeltem Soma zum generativen Keimplasma:
 1. Wirkungen mannigfacher Art (s. o. S. 14).
 2. Vererbung somatogener Eigenschaften bewirkende Art, vermittelt durch Translatio hereditaria, blastoide Metamorphose (neoepigenetische und neoevolutionistische Implikation) und letzteren Falles blastogene Insertion.

II. Gestaltende Wirkungen zwischen somatischem Keimplasma (s. Reserveidioplasson) und Soma, bei Störung der Entwickelungsvorgänge des Soma sowie des schon entwickelten Soma (Defekt etc.).

a) Die Einwirkung des alterierten Soma oder die Alteration seines Bildungsvorganges stellt die Fühlung mit dem somatischen Keimplasma her und veranlaßt die Aktivierung seiner Potenzen.

b) Das somatische Keimplasma greift Reparation veranlassend oder bewirkend oder zu ihr veranlaßt, in die Gestaltung des Soma ein: Restitution, Regeneration, Postgeneration.

c) Das durch äußere Einwirkung direkt veränderte somatische Keimplasma wirkt umändernd auf das noch in der Entwickelung begriffene Soma (Teilvorgang von Roux' biplasmatischer Parallelinduktion).

III. Identische gestaltende Einwirkungen äußerer Agentien auf somatisches und generatives Keimplasma (Teilvorgang von Roux' biplasmatischer Parallelinduktion).

IV. Identische gestaltende Einwirkung äußerer Agentien auf das entwickelte Soma und auf das in ihm eingeschlossene generative Keimplasma (Ei- und Spermatosoma); sie findet angeblich als „somatisch-plasmatische Parallelinduktion“ statt.

Alle diese Vorgänge, mit Ausnahme derjenigen der typischen Entwickelung, sind zur Zeit für uns in der Art ihres Geschehens, in ihren Faktoren und deren Wirken gar nicht vorstellbar. Es ist auch nicht ausreichend bekannt, was davon wirklich realisiert ist.

Die Mehrzahl von ihnen wurde angenommen zur Erklärung teils von sicher erwiesenen Geschehen: der Regeneration und sonstiger gestaltlicher Regulation, teils von Geschehen, welches von einigen Forschern zwar als erwiesen erachtet, von anderen aber noch angezweifelt wird: von der Vererbung somatogener Variationen.

Wenn wir hier mit nicht vorstellbaren Annahmen, also in ähnlicher Weise, wie die Näherungswirkung der Massen von der „fernwirkenden“ Schwerkraft abgeleitet wird, „erklären“ wollen, so ist unter Erklärung nur die Zurückziehung einer Vielheit von verschiedenen Einzelvorgängen auf eine Minderheit von Wirkungsweisen zu verstehen.

Ob jemand die „Notwendigkeit“ unvorstellbarer Annahmen dazu benutzen will, die Tatsachen, zu deren Erklärung sie gemacht wurden, als „unmöglich“ zurückzuweisen oder aber sich im Gegenteil dadurch zu eingehender experimenteller Detailforschung angeregt fühlt, ist Sache der individuellen Anlage.

On Gametic Series involving Reduplication of certain Terms.

This paper appears with slight modifications in Jour. Genetics 1911.

by **W. Bateson** & **R. C. Punnett.**

In a paper recently published [1]) we gave a brief account of some peculiar phenomena relating to the coupling and repulsion of factors in the gametogenesis of the sweet pea and of several other plants. The view there stated was that if **A** and **B** represent two factors between which coupling or repulsion can exist then the nature of the F_2 generation depends upon whether **A** and **B** were carried into the F_1 heterozygote by the same gamete or by different gametes. If the heterozygote **AaBb** is formed by the gametes **AB** and **ab** partial coupling between **A** and **B** occurs in F_2 according to a definite system, and it must be supposed that the gametes formed by the heterozygote belong to one or other of the series

3 **AB** : **Ab** : **aB** : 3 **ab**
7 **AB** : **Ab** : **aB** : 7 **ab**
15 **AB** : **Ab** : **aB** : 15 **ab**, &c.

If on the other hand the heterozygote **AaBb** is formed by the gametes **Ab** and **aB** repulsion occurs between **A** and **B**, so that only the two classes of gametes **Ab** and **aB** are formed. In the account to which we have alluded we supposed that such repulsion was complete, and that the two classes of gamete **AB** and **ab** were not formed. Our work on sweet peas during the present summer has led us to modify our conception of the nature of the gametes produced in cases where repulsion occurs, and this modification will perhaps be made clearer if we begin by giving an account of the experiments upon which it is based.

During the years 1906 and 1907 we were engaged upon an investigation of the inheritance of the hooded character in the sweet pea of which an account appeared in Report IV to the Evolution Committee of the Royal Society, 1908, pp. 7—15. Among several thousand plants bred and recorded in this set of experiments there occurred a single individual (in Exp. 35, R. E. C. IV,

---

[1]) Proc. Roy. Soc. B, vol. 84, 1911, p. 1.

p. 15) exhibiting striking peculiarities in the form of its flowers. These were small and much deformed (cf. Fig. 1). The standard failed to become elevated, the keel was cleft distally so that the anthers were partially protruded, while the stigma projected far beyond the petals and was carried on in the line of the carpels instead of being abruptly bent at right angles to them as in the normal flower. At the time of its discovery the plant was dubbed „the cretin“ in reference to the open „mouth“ and the protruding „tongue“ represented by the projecting style, and by this term we shall subsequently refer to it. The fact that the style protrudes is due to the malformation of the keel which is unable to curve the growing style and cause it to assume its natural position. Fuller experience of these cretins has shewn us that the petals may sometimes be nearly as large as in normal flowers, and that the standard may sometimes become elevated in the normal way (cf. Fig. 2). The size of the flower may vary considerably on the some plant, and hitherto where the larger form of flower has occurred the plant has also borne others more nearly resembling the original type. The degree to which the keel is cleft also shews some variation, but in all cases these cretins have the peculiar and characteristic straight stigma.

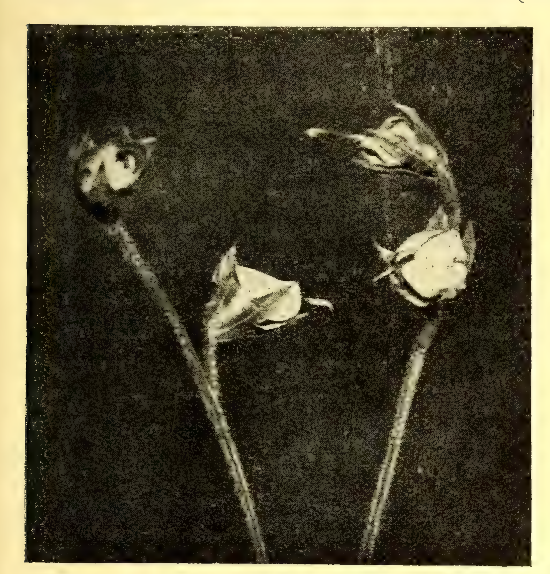


Fig. 1.

The original cretin was found in 1907 and was used as the pollen parent to fertilise various sterile sweet peas. The F_1 plants, which flowered in 1908, were all indistinguishable from normal sweet peas. The normal form of flower (**N**) was completely dominant to the cretin (**n**), and fertility (**F**) of the anthers was of course dominant to sterility (**f**). We may draw attention to the fact that the crosses were in all cases of the nature **N f** × **n F**,



Fig. 2.

one of the two factors entering with each gamete. In the following year a single F_2 family was raised and consisted of 51 normal fertile, 30 normal sterile, 33 cretin fertile, and 1 cretin sterile.[1]) The cretin character behaved as recessive to the normal flower, but the relative distribution of the different characters evidently pointed to some form of repulsion between the normal flower and fertility. Had it not been for the appearance of the single sterile cretin we could have regarded this case as one of complete repulsion between the factors **N** and **F**. The problem was to account for the sterile cretin, and at the time we were inclined to regard it as due to an unaccountable failure of repulsion between **N** and **F**. Lack of opportunity prevented us from following up this case in 1910, but in the present year we sowed the seed of the rest of the F_1 plants harvested in 1908 and obtained details of eight more families which are set out in the accompanying table (Table I).

[1]) In this family and in one of those subsequently grown both light and dark axilled plants occur ed. In each case the dark axil went in from the fertile cretin parent, and in F_2 there is some coupling between the dark axil and fertility. The numerical results howerer are complex and must be left over for discussion until more material is available.

Table I.

Reference No.		Normal fertile	Normal sterile	Cretin fertile	Cretin sterile
No. 5	1909	51	29	33	1
„ 72	„	26	14	10	1
„ 73	„	21	12	12	1
„ 74	„	24	9	8	—
„ 75	„	22	4	4	2
„ 76	„	30	12	5	1
„ 77	„	78	43	32	3
„ 78	„	59	15	24	—
„ 79	„	25	12	15	2
	Total	336	150	143	11
	Expectation	**330**	**150**	**150**	**10**

Table II.

	Gametic series				No. of gametes in series	No. of zygotes formed	Nature of zygotic series			
	AB	Ab	aB	ab			AB	Ab	aB	ab
Partial repulsion grom zygote of form Ab × aB	1	(n—1)	(n—1)	1	2n	$4n^2$	$(2n^2+1)$	(n^2-1)	(n^2-1)	1
	1	31	31	1	64	4096	2049	1023	1023	1
	1	15	15	1	32	1024	513	255	255	1
	1	7	7	1	16	256	129	63	63	1
	1	3	3	1	8	64	33	15	15	1
	1	1	1	1	4	16	9	3	3	1
Partial coupling from zygote of form AB × ab	3	1	1	3	8	64	41	7	7	9
	7	1	1	7	16	256	177	15	15	49
	15	1	1	15	32	1024	737	31	31	225
	31	1	1	31	64	4096	3009	63	63	961
	63	1	1	63	128	16384	12161	127	127	3969
	(n—1)	1	1	(2—1)	2n	$4n^2$	$3n^2-(2n-1)$	$(2n-1)$	$(2n-1)$	$n^2-(2n-1)$

These records (Table I) shew that the appearance of a small proportion of sterile cretins is a constant feature in those families and we suggest that their presence may be accounted for as follows. The repulsion between **N** and **F** is to be regarded as partial, and of such a nature that the series of gametes produced by the F_1 plant is **NF** : 3 **Nf** : 3 **nF** : nf.

Such a series of ovules fertilised by a similar series of pollen grains would give rise to a generation consisting of 33 normal fertiles, 15 normal steriles, 15 cretin fertiles, and

1 cretin sterile. As the figures given in Table I shew this expectation is closely realised by the facts of experiment, and we have little hesitation in regarding this explanation as the correct one.

Moreover we are inclined to go further and to extend the principle to all cases of repulsion in plants. We consider then that where **A** and **B** are two factors between which repulsion occurs in the gametogenesis of the heterozygote formed by union of the gametes **Ab** and **aB**, the gametes produced by the heterozygote so derived form one or other term of the series

AB : 3 Ab : 3 aB : ab
AB : 7 Ab : 7 aB : ab
AB : 15 Ab : 35 aB : ab, &c.

and in we take 2n as the number of gametes in the series we obtain the general expression.

AB : (n—1) Ab : (n—1) aB : ab

As the repulsion increases in intensity it is obvious that the zygotes of the form AABB and aabb will become relatively scarcer, for there will be only one of each of these two homozygous forms in the complete series of zygotes. At the same time the ratio of the three zygotic forms AB : Ab : aB approaches more and more nearly to the ratio 2 : 1 : 1 such as would occur if the repulsion were complete. This is brought out in the upper part of Table II, where we have set out some of the gametic series in which partial repulsion is involved together with the series of resulting zygotes. The latter, as the Table shews, are covered by the general formula

$$(2\,n^2 + 1)\ AB : (n^2 - 1)\ Ab : (n^2 - 1)\ aB : ab.$$

Hitherto the only repulsion-series which we have been able to identify with certainty is the one with which we have just dealt, i. e. the 1 : 3 : 3 : 1 series for the factors N and F. It is however probable that the case of blue, and long pollen is one in which the repulsion is of the 1 : 7 order. Up to the present time we have had four families of the mating Bl × bL, and the 419 plants recorded in F_2 were distributed in the four zygotic classes as follows :

Reference No.			Blue Long	Blue Round	Red Long	Red Round
No.	61	1910	85	33	41	1
„	F 28	„	60	20	23	—
„	F 31	„	9	7	5	—
„	F 32	„	72	35	28	—
		Total	226	95	97	1

Though the evidence for partial repulsion rests here upon the single red, round, plant which occured in family 61, it is in reality much stronger than it appears, for the following reason. All the plants in the above four families were h o o d e d, i. e., lacking in the factor for erect standard (E). As we have already pointed out[1]) the three factors E. B. and L constitute a series such that if any two are brought in to a zygote by different gametes repulsion occurs between them. Until the present round hooded red plant appeared we had never encountered this combination in any of our experiments. It cannot therefore be regarded as due to a stray seed from another family. And it is evident that if the repulsion between any pair of these three factors were complete, such a plant could never arise; for in the normal course the **ebl** gamete could never be formed. Only two possibilities therefore are open. Either we must look upon this plant as an unaccountable mutation, or we must consider that the repulsion between B and L is partial. In the light of the evidence affreded by the Cretin Sweet Pea we prefer the latter hypothesis, and we are inclined to regard the partial repulsion between **B** and **L**, as of the 1 : 7 : 7 : 1 type. On this hypothesis we should expect one red round in every 256 plants (cf. Table II) whereas experiment gave 1 in 419. At the same time we recognize that the data are not yet sufficient to preclude the 1 : 15 : 15 : 1 system. It is worthy of note that the coupling between B and L is usually on the 7 : 1 : 1 : 7 system, and it would be interesting if in such cases as these the repulsion and coupling system for a given pair of factors should prove to be of the same intensity: In most cases this could not be tested in practice owing to the very large number of plants required. Thus the coupling between erect standard and blue is on the 127 : 1 : 1 : 127 system, and if the repulsion were of similar intensity we should expect only one hooded red in every 65, 536 plants. We may however state that in this particular case we have grown over 4000 plants without meetmg with a hooded red, so that the facts, as for as they go, point to a high intensity of repulsion for factors exhibiting a high intensity of coupling. It is obvious that the relation can only be worked ont where the intensity of repulsion is low and it may be hoped that the

---

[1]) Proc. Roy. Soc. 1 11. 6. 7. Ser. B. vol. 84.

case of the cretin may eventually throw light upon this point when the system on which N and F are coupled shall have been determined.

The question now arises how these gametic systems are formed. In each the characteristic phenomenon is that the heterozygote produces a comparatively large number of gametes representing the parental combinations of factors and comparatively few representing the other combinations. In describing the original case of coupling, namely that between blue colour and long pollen in the sweet pea, we pointed ont that no simple system of dichotomies could bring about these numbers, and also that it was scarcely possible that such a series could be constituted in the process of gameto-genesis of a plant in whatever manner the divisions took place. In saying this regard was of course had especially to the female side, and this deduction has become more clear in view of the fact that we now know a series consisting of 256 terms. It is practically certain that the ovules derived from one flower of the sweet pea, even if all collateral cells be included, cannot possibly be arranged in groups of this magnitude. A pod rarely contains more than 9 or 10 good seeds at the most, so that even if we reckon 12 potential seeds to the pod and 8 potential gametic cells to the ovule the total is still only 96, which is much too few. Nevertheless our series of numbers is plainly a consequence of some geometrically ordered series of divisions.

There is evidence also from other sources that segregation may occur earlier than gameto-genesis. Miss Saunders' observations on Matthiola [1]) and on Petunia [2]) proved that in those plants the factors for singleness are not similarly distributed in the male and female cells. The recent work of de Vries on Oenothera biennis and muricata [3]) has provided other instances of dissimilarity between the factors borne by the male and female organs of the same flower. In all these examples it is almost certain that segregation cannot take place later than the formation of the rudiments of the carpels and of the stamens respectively. The only alternative is that in each sex the missing allelo-morphs are represented by some somatic cells of the sexual apparatus,

---

[1]) Rep. Evol. Comm. Roy. Soc. IV, 1908, p. 36.

[2]) Journ. genetics, I, 1911.

[3]) Biol. Centr. Bd. XXXI, 1911, p. 97.

which for various reasons seems improbable. There is therefore much reason for thinking that segregation can occur before gameto-genesis begins, but there is no indication as to which are the critical divisions.

Now that we may regard the formation of four cells of composition **AB**, **Ab**, **aB**, **ab**, as the foundation both of the coupling — and of the repulsion — series the problem in manifestly somewhat simplified. The time, excluding gameto-genesis, at which we can most readily imagine four such definite quadrants to be formed is during the delimitation of the embryonic tissues. It is then that the plant is most clearly a single geometrical system. Moreover the excess of gametes of parental composition characterizing the coupling — and repulsion — series must certainly mean that the position of the planes of division by which the four quadrants are constituted is determined with regard to the gametes taking part in fertilisation. Though the relative positions of the constituents of the cells may perhaps be maintained throughout the history ot the tissues, it is easier to suppose that the original planes of embryonic division are determined according to those positions than that their influence can operate after complex somatic differentiation has been brought about.

At some early stage in the embryonic development or perhaps in later apical divisions we can suppose that the n — 1 cells of the parental constitution are formed by successive periclinal and anticlinal divisions of the original quadrants which occupy corresponding positions. The accompanying diagram gives a schematic representation of the process as we imagine it. (Fig. 3.)

Whatever hypothesis be assumed the following points remain for consideration.

1. We are as yet unable to imagine any simple system by which the four original quadrants can be formed by two similar divisions. Evidently there must be two cell-divisions, and if in one of them we suppose **AB** to separate from **ab**, we cannot then represent the formation of **Ab** and **aB**.

Therefore we are almost compelled to suppose that the original zygotic cell forms two similar halves, each **AaBb**, and that the next division passes differently through each of these two halves, in the one half separating **AB** from **ab**, and in the other half separating **Ab** from **aB**. The axes of this system may well be determined by the position of the constituent parental

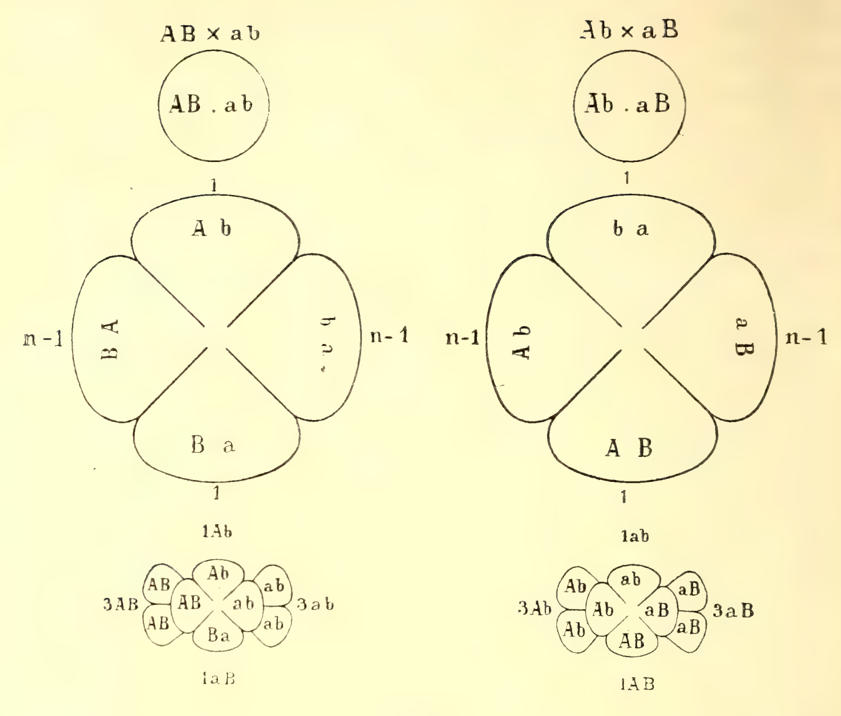


Fig. 3.

gametes. Reduplication or proliferation resulting in n—1 gametes may then take place in either of the opposite pairs of quadrants according to the parental composition.

2. If in the gametes of any plant some factors are distributed according to one of the reduplicated series and other factors according to the normal Mendelian system, as we know they may be, the segregations by which such a system is brought about *cannot* have happened simultaneously. Moreover if various reduplications can take place very early in some individuals and not in others, we cannot imagine how the normal form of the plant remains unchanged, unless these reduplications affect tissues originally set apart as germinal.

As possibly significant we note here the fact that in the iimbryonic development of plants the order of the various diviseons is known to be subject to great variation and it is not nconceivable that such disturbances of the order in which the

planes of division occur may indicate variations in the process of segregation.[1])

3. We do not yet know whether independent reduplicated systems can be formed in the same individual. In the Sweet pea for instance we have not yet seen the consequences of combining blue, erect standard, and long pollen with the Fertile-sterile, Dark-light axil series, and much may be discovered when such families come to be examined.

Animals.

The phenomena seen in animals may well be produced by the segmentations in which the parts of the ovary or testis are determined. Hitherto no case of coupling has been found in animals. Among the phenomena of repulsion however, of which many examples exist, certain suspicious cases have been observed which may mean that in animals reduplicated systems exist like those of the plants. Nevertheless at present it seems not impossible that the two forms of life are really distinguished from each other in these respects.

Terminology

Lastly, in view of what we now know, it is obvions that the terms „coupling" and „repulsion" are misnomers. „Coupling" was first introduced to denote the association of special factors, while „repulsion" was used to describe the dissociation of special factors. Now that both phenomena are seen to be caused not by any association or dissociation, but by the development of certain cells in excess, those expressions must lapse. It is likely that terms indicative of differential multiplication or proliferation will be most appropriate. At the present state of the enquiry we hesitate to suggest such terms, but the various systems may conveniently be referred to as examples of reduplication, by whatever means the numerical composition of the gametic series may be produced.

---

[1]) c. f. Coulter and Chamberlain, Morphology of Angiosperms 1903, p. 187.

Explanation of Figures.

Fig. 1. Photograph of the growing stalks of two cretins. The flowers are here as fully opened as they usually become in this variety and they are represented slightly smaller than natural size.

Fig. 2. In the centre two flowers from a cretin in which the standard are fully elevated. On the right are two other mature flowers from the same plant shewing plants of the usual cretin form. On the left are two old buds.





Gregor Mendel

Vom Mendeldenkmal und von seiner Enthüllung.

Von Dr. **Hugo Iltis** (Brünn).

Die unscheinbaren Gassen Alt-Brünns erfüllte am 2. Oktober des Jahres 1910 eine festliche Menge. Der alte, verwitterte Klosterplatz prangte in Fahnen und frischem Grün und er, der sonst nur durch verschiedene wandernde Theater und Schaubuden auf die rauf- und lärmlustige Gassenjugend, die Alt-Brünner „Graseln" eine Attraktion auszuüben vermocht hatte, war für diesen einen Tag zum Sammelpunkt der Biologen Europas und der Brünner „Gesellschaft" geworden. An der Stelle, wo sonst die Zaubertheater gestanden waren, leuchtete im hellen Sonnenschein die Gestalt eines Priesters, von Künstlerhand aus weißem Marmor geformt, glänzten in goldenen Lettern die Worte: „Dem Naturforscher P. Gregor Mendel im Jahre 1910 gewidmet von Freunden der Wissenschaft".

Der alte Klosterplatz in Schmuck und Fahnen, Naturforscher, einem Priester huldigend — Ungewohntes genug und doch über allem eine ruhigheitere Harmonie. Nicht nur dem Schreiber dieser Zeilen, den er von einer schweren Bürde befreite, sondern wohl auch allen andern Teilnehmern, von denen sich ja viele als Mitarbeiter an unserem Festband, diesem literarischen Mendeldenkmal, wieder zusammenfinden, wird der Tag der Denkmalsenthüllung immer in angenehmer Erinnerung bleiben. Durch eine kurze Skizze der Entstehungsgeschichte des Mendeldenkmals und der Feierlichkeiten bei dessen Enthüllung will der Autor versuchen, diese angenehme Erinnerung in den Teilnehmern wieder wachzurufen und zugleich den zahlreichen, die am Kommen verhindert waren, ein Bild des gelungenen Festes zu geben.

In der Sitzung unseres Vereins vom 9. Jänner 1884 hielt der damalige Sekretär Prof. G. von Nießl dem drei Tage vorher verstorbenen Prälaten Mendel einen Nachruf, dem heute wohl soviel Interesse zukommt, daß seine vollständige Wiedergabe gerechtfertigt erscheint. „Der Sekretär Herr Prof. Nießl", heißt es in dem Sitzungsbericht, „teilt die betrübende Nachricht von

dem Tode des hochverdienten Vereinsmitgliedes, P. Gregor Mendel, inful. Abt des Augustinerstiftes in Brünn, mit. Der Verstorbene gehörte seit der Gründung des Vereines zu seinen eifrigsten und wohlwollendsten Förderern, indem er nicht allein denselben materiell ausgiebig unterstützte, sondern auch lebhaften Anteil an den wissenschaftlichen Arbeiten desselben nahm. Er benützte die Muße, welche ihm seine glückliche Stellung gewährte, fast ausschließlich zu sehr eingehenden naturwissenschaftlichen Studien, die durchaus von selbständiger, eigentümlicher Auffassungsweise zeugten. Hieher gehören insbesondere die Beobachtungen über die von ihm in Menge kultivierten Pflanzenbastarde. Zugleich widmete er der Meteorologie ein lebhaftes Interesse. Nach dem Tode des Med.-Dr. Olexik übernahm er die regelmäßige Führung der meteorologischen Beobachtungen für Brünn, mit der ihm eigenen Sorgfalt und Pünktlichkeit. Trotz seiner schweren Krankheit entschloß er sich erst gegen Ende des Dezember vorigen Jahres zur Anzeige, daß er gezwungen sein werde, mit Beginn des gegenwärtigen Jahres die Beobachtungen einzustellen. In seinem meteorologischen Journal finden sich noch bis Ende des vorigen Monats die Barometerstände, welche er mit zitternder Hand eintrug. Die Temperaturen diktierte er wenige Stunden, ehe ihm das Bewußtsein entschwand, aus den Aufzeichnungen auf einzelnen Zetteln. So beschäftigte er sich also fast bis zum letzten Atemzuge mit den von ihm geliebten Wissenschaften. Der naturforschende Verein wird dem Hingeschiedenen gewiß immer ein ehrendes, dankbares Andenken bewahren".

Im folgenden Jahre in der Abhandlung von Liznar „Ueber das Klima von Brünn" wird die meteorologische Tätigkeit Mendels noch einmal eingehend gewürdigt. Dann aber verschwindet sein Name für 15 Jahre aus diesen Berichten, um erst im Jahre 1901, also nach der Wiederentdeckung seiner Arbeiten, wie ein glänzendes Meteor neu aufzutauchen. Prof. G. v. Nießl berichtet in diesem Jahre über die Bitte des Privatdozenten an der Wiener Hochschule für Bodenkultur Herrn Dr. E. Tschermak, die Zustimmung zu dem von ihm beabsichtigten Abdruck der beiden Abhandlungen [1]) des vor vielen Jahren verstorbenen Mitgliedes Prälaten Gregor Mendel zu geben.

---

[1]) Siehe Ostwalds Klassiker der exakten Wissenschaften.

Es braucht in diesem Bande nicht darauf hingewiesen zu werden, mit welcher Schnelligkeit sich in den folgenden Jahren der Ruhm der Mendel'schen Entdeckung in wissenschaftlichen Kreisen verbreitete. In seiner Heimat aber gab es auch nach dem Jahre 1900 nur ganz wenige, die sich über die Bedeutung seiner Forschungen klar waren. Zwar war schon durch zwei ausgezeichnete Essays [1]) das gebildete Oesterreich auf die Person und die Ideen des Brünner Forschers aufmerksam gemacht worden. In Brünn selbst mußte aber erst durch eine planmäßige und langwierige Aufklärungsarbeit das Verständnis für den großen Mitbürger vorbereitet werden. Durch einen Vortragszyklus im mährischen Volksbildungsverein „Ueber moderne Vererbungstheorien und ihre Beeinflußung durch Gregor Mendel" sowie durch einen in unserem Verein am 9. Mai 1906 gehaltenen Vortrag über „Deszendenz und Vererbung" wurde versucht, den interessierten Teil der Bevölkerung über die Bedeutung Mendels zu orientieren. In der Diskussion, die sich an den zweiten Vortrag knüpfte, wurde der Vorschlag gemacht, aus der Mitte des Vereins ein Komitee zu wählen, das eine Ehrung des berühmten Mitgliedes vorzubereiten hätte. — Dieses vorbereitende Komitee trat denn auch nach einigen Schwierigkeiten im Juli 1906 zusammen. In einigen Sitzungen, die im Lokale des Naturforschenden Vereines stattfanden, wurde ein kurzer Aufruf zum Beitritt in ein internationales Komitee formuliert, der in den nächsten Monaten in circa 50 Exemplaren an die hervorragendsten Biologen und Forscher auf dem Gebiete der Vererbungslehre versendet wurde. Im Folgenden sei dieser Aufruf als Dokument abgedruckt; er lautete:

„Sehr geehrter Herr! Das gefertigte Lokalkomitee, welches sich zur Aufgabe gemacht hat, Gregor Mendel, dem Klassiker der modernen Vererbungslehre, in Brünn, an der Stätte seines Wirkens, ein würdiges Denkmal zu setzen, erlaubt sich, Sie einzuladen, einem zu gründenden internationalen Denkmalkomitee beizutreten und ihm Ihre wertvolle Mitwirkung zu leihen. Im Wintersemester 1906/7 soll im Namen dieses internationalen Komitees ein Aufruf, der zum Beisteuern von Geldmitteln auffordert, an alle, die an Mendels Werk Interesse nehmen dürften, versendet werden und wir bitten Sie im Vorhinein, sich schon jetzt für eine rege Beteiligung der mit Ihnen in Verbindung stehenden wissenschaftlichen Kreise zu verwenden. Im Falle Sie gewillt sind, dem internationalen

[1]) Hofrat Prof. J. v. Wiesner „Fechner und Mendel" Wiener Abendpost 1901, Nr. 269. — Dr. E. R. v. Proskowetz „Zur Erinnerung an den österr. Forscher Gregor Mendel" Neue Freie Presse 1902, Nr. 13619.

Komitee beizutreten, ersuchen wir um recht baldige Antwort. Brünn, im Juli 1906. Das Lokalkomitee: P. Salesius Bařina, Abt von Altbrünn und inf. Prälat. P. Cl. Janetschek, Konsistorialrat und Pfarrer von Altbrünn. Phil. Dr. H. Iltis. Prof. Dr. O. Leneček, Gemeinderat. Hofrat Prof. A. Makowsky. Prof. Dr. K. Mikosch. Hofrat Prof. G. v. Niessl. Prof. A. Rzehak. Prof. F. Schindler. E. Steidler, k. k. Finanzsekretär.[1]) Dr. Fr. v. Teuber, k. k. Bezirkskommissär. A. Wildt, Ingenieur."

Durch die zahlreichen, zum Teile begeisterten Zustimmungen[2]), die in der nächsten Zeit in Brünn eintrafen, wurde die Skepsis, mit der die ganze Angelegenheit von den meisten Komiteemitgliedern betrachtet wurde, nur wenig vermindert. Inzwischen hatte aber Prof. E. v. Tschermak, mit dem sich das Brünner Komitee ins Einvernehmen gesetzt hatte, eine rege Werbetätigkeit für das internationale Komitee entfaltet. Seinen Bemühungen war es vor allem zu danken, wenn sich schon am Ende desselben Jahres ein großes internationales Komitee unter Prof. v. Tschermaks Präsidium konstituierte, unter dessen 150 Mitgliedern sich fast sämtliche Forscher auf dem Gebiete der Vererbungslehre befanden. Im Namen dieses Komitees wurde nun in vielen hundert Exemplaren ein weiterer zur Sammlung von Beiträgen auffordernder Aufruf gedruckt. Auch dieser Aufruf möge hier seinen Platz finden:

„Aufruf zur Errichtung eines Denkmales für Gregor Mendel zu Brünn in Mähren. Von nur wenigen zu Lebzeiten gekannt, dann durch Dezennien fast vergessen, heute im Munde aller Biologen — das war das Schicksal von Gregor Mendels Forschernamen. Und doch hatte Mendel schon vor 42 Jahren auf dem Gebiete der Vererbung und Bastardierung das Walten von biologischen Gesetzen erkannt, wo nach oberflächlicher Betrachtung nur Zufall und Regellosigkeit zu herrschen schien. Mit der Entdeckung und eingehenden Begründung der Hybridgesetze hat er in Wahrheit eine neue, ungemein fruchtbare Ära experimenteller Forschung für die Vererbung der Einzelmerkmale sowie für die Systematik der Pflanzen und Tiere, nicht minder für die Mikrobiologie der Fortpflanzungsprozesse und für die praktische Züchtung eröffnet und ermöglicht. Allerdings wurde diese Entwicklung erst durch die im Jahre 1900 erfolgte Wiederentdeckung von Mendels Lehre ausgelöst. War ihm selbst zwar die innere Freude und Genugtuung am eigenen Werke beschert, die äußere

---

[1]) Wurde später über eigenen Wunsch aus der Liste der Komiteemitglieder gestrichen.

[2]) Unter den ersten, die ihren Beitritt zum internationalen Komitee erklärten, befanden sich Prof. Bateson (Cambridge), Prof. Correns (Leipzig), Prof. Czapek (Prag), Prof. Fr. Darwin (Cambridge), Prof. A. Engler (Berlin), Prof. Grobben (Wien), Prof. Molisch (Prag), Prof. v. Wettstein (Wien), Prof. v. Wiesner (Wien) u. a.

Anerkennung und Wertung, der schuldige Tribut der Mitwelt vor des Geistes Großtat ist ihm versagt geblieben. Um so glänzender, ja beispiellos rasch, hat sich Mendels Nachruhm über alle Länder verbreitet. Was die Mitwelt einst gefehlt, das hat die neue Zeit gesühnt. Doch über die wissenschaftliche Wiederbelebung von Name und Werk hinaus bleibt noch die Ehrenschuld bestehen, auch der Person ein äußeres, zu weiten Kreisen sprechendes Erinnerungszeichen an der Stätte ihrer Wirksamkeit zu Brünn in Mähren zu errichten. Ein Denkmal soll dort noch späteren Geschlechtern von dem ausgezeichneten und selten bescheidenen Forscher und von seiner Würdigung seitens der Biologen aller Länder erzählen. Die Unterzeichneten richten daher an alle Freunde und Förderer der biologischen Wissenschaften die Aufforderung, diesen Plan durch Stiftung und Sammlung von Beiträgen verwirklichen zu helfen. Prof. Dr. L. Adametz, Wien. Graf Armin Schlagenthin, Nassenheide. Direktor L. H. Bailey, Ithaka, N. J. Prof. W. L. Balls, Kairo. Prof. W. Bateson, Cambridge. Prof. Dr. G. Beck R. von Managetta, Prag. Prof. R. H. Biffen, Cambridge. Direktor Dr. G. Bitter, Bremen. Prof. Blackman, Cambridge. Prof. Dr. Th. Boveri, Würzburg. Prof. Dr. G. Briosi, Pavia. Prof. Dr. A. Burgerstein, Wien. Prof. W. E. Castle, Cambridge Mass. Prof. Dr. W. A. Cannon, Tucson, Arizona. Prof. Dr. R. Chodat, Genf. Prof. E. G. Conklin, Philadelphia. Prof. Dr. A. Cieslar, Wien. Prof. Dr. C. Correns, Leipzig. Prof. Dr. Cuénot, Nancy. Prof. Dr. Fr. Czapek, Czernowitz. Prof. A. D. Darbishire, London. Prof. Dr. Fr. Darwin, Cambridge. Prof. C. B. Davenport, Cold Spring Harbor, N. J. Direktor Dr. Degen, Budapest. Hofrat Prof. Dr. W. Dettmer, Jena. Dr. C. Detto, Leipzig. Dr. H. Driesch, Heidelberg. L. Lecturer, Doncaster, Birmingham. Prof. Mac Dougal, Tucson, Arizona. Geheimrat Prof. Dr. A. Engler, Berlin. Prof. H. Ewert, Edinburgh. Prof. Dr. R. Fick, Prag. Dozent Dr. W. Figdor, Wien. Prof. Dr. A. Fischel, Prag. Prof. Dr. A. Fischer, Basel. Prof. Dr. E. Fischer, Bern. Prof. Dr. Ch. Flahaut, Montpellier. Prof. Dr. K. Fritsch, Graz. Prof. C. Fruwirth, Hohenheim. Prof. Dr. T. Garbowski, Krakau. Prof. Dr. A. Giard, Paris. Prof. E. Giltay, Wageningen. Prof. Dr. K. Goebel, München. Prof. Dr. E. Godlewski, Krakau. Mr. Gregory, Cambridge. Prof. Dr. K. Grobben, Wien. Prof. Dr. L. Guignard, Paris. Prof. Dr. G. Haberlandt, Graz. Prof. Dr. B. Hatschek, Wien. Prof. Dr. E. Haeckel, Jena. Prof. Dr. V. Haecker, Stuttgart. Prof. Dr. L. Hecke, Wien. Prof. Dr. K. Heider, Innsbruck. Prof. Dr. E. Heinricher, Innsbruck. Prof. Dr. K. Herbst, Heidelberg. Prof. Dr. O. Hertwig, Berlin. Hofrat Dr. R. Hertwig, München. Prof. C. C. Hurst-Hinkley, Burbage. Prof. Dr. E. v. Jancewski, Krakau. Dr. H. Iltis, Brünn, Schriftführer des Komitees. Prof. Dr. W. Johannsen, Kopenhagen. Dozent Dr. H. Joseph, Wien. Prof. Dr. Juel, Upsala. Prof. Dr. O. Kirchner, Hohenheim. Prof. Dr. G. Klebs, Halle a. S. Geheimrat Prof. Dr. Kny, Berlin. Prof. Dr. E. Korschelt, Marburg i. H. Prof. Dr. Gr. Kraus, Würzburg. Exzellenz Geheimrat Prof. Dr. J. v. Kühn, Halle a. S. Dozent Dr. E. Küster, Halle a. S. Prof. Dr. A. Lang, Zürich. Prof. Dr. R. v. Lendenfeld, Prag. Prof. Dr. O. Leneček, Brünn, Kassier des Lokalkomitees. Hofrat Prof. Dr. A. R. v. Liebenberg, Wien. Dozent Dr. K. Linsbauer, Wien. Prof. J. Liznar, Wien. Mr. Look, Cambridge. Prof. Dr. J. P. Lotsy, Leiden. Hofrat Dr. Ludwig, Greiz. Prof. Dr. P. Magnus,

Berlin. Hofrat Prof. Makowsky, Brünn, Präsident des Lokalkomitees. Prof. Dr. J. Massart, Brüssel. Prof. Dr. K. Mikosch, Brünn. Prof. Dr. K. Mijake, Kioto. Prof. Dr. M. Mijoshi, Tokio. Prof. Dr. M. Möbius, Frankfurt a. M. Prof. Dr. H. Molisch, Prag. Prof. Dr. J. W. Moll, Groningen. Prof. T. H. Morgan, New-York. Prof. Dr. H. Müller Thurgau, Wädenswil b. Zürich. Prof. Dr. R. Müller, Tetschen-Liebwerd. Prof. Dr. S. Nawashin, Kiew. Prof. Dr. B. Němec, Prag. Hofrat Prof. Dr. G. v. Niessl, Brünn, Vizepräsident des Lokalkomitees. Prof. Dr. F. Noll, Bonn. Direktor Dr. Ad. Oborny, Leîpnik. Prof. Dr. Fr. Oltmanns, Freiburg i. B. Dr. C. Ostenfeld, Kopenhagen. Prof. Dr. F. Pax, Breslau. Prof. Dr. A. Peter, Göttingen. Prof. Dr. Th. Pintner, Wien. Prof. Dr. L. Plate, Berlin. Dozent Dr. O. Porsch, Wien. L. R. v. Portheim, Wien. Prof. Dr. Potonié, Berlin. E. R. v. Proskowetz, Kwassitz, Mähren. Dozent Dr. H. Przibram, Wien. Mr. Punnet, Cambridge. Prof. Dr. K. Rabl, Leipzig. Prof. A. Rzehak, Brünn. Geheimrat Prof. Dr. J. Reinke, Kiel. Prof. Dr. O. Rosenberg, Stockholm. Prof. Dr. K. v. Rümker, Breslau. Miss Saunders, Cambridge. Prof. W. Saunders, Ottawa, Kanada. Prof. Dr. K. Shibata, Tokio. Prof. Dr. V. Schiffner, Wien. Prof. Fr. Schindler, Brünn. Prof. Dr. C. Schröter, Zürich. Geheimrat Prof. Dr. G. Schwalbe, Straßburg i. E. Geheimrat Prof. Dr. S. Schwendener, Berlin. George H. Shull, Cold Spring Harbor, N. J. Prof. Dr. E. Stahl, Jena. Dr. Strakosch, Wien. Geheimrat Prof. Dr. Ed. Strasburger, Bonn. Dozent Dr. G. Tischler, Heidelberg. Hofrat Prof. Dr. K. Toldt, Wien. Prof. K. Toyama, Tokio. Prof. Dr. E. v. Tschermak, Wien, Präsident des Internationalen Komitees. Regierungsrat Prof. Freiherr v. Tubeuf, München. M. de Vilmorin, Paris. Ph. de Vilmorin, Paris. Prof. Dr. H. v. Vöchting, Tübingen. Dozent Dr. F. Vierhapper, Wien. Prof. Dr. E. Warming, Kopenhagen. Direktor Dr. Webber, Washington. Hofrat Dr. Th. R. v. Weinzierl, Wien. Geheimrat Dr. A. Weismann, Freiburg i. Br. Prof. Dr. R. R. v. Wettstein, Wien. Prof. C. O. Whitman, Chicago. Hofrat Prof. Dr. J. Wiesner, Wien. Prof. Dr. K. Wilhelm, Wien. Prof. Dr. N. Wille, Christiania. Prof. J. H. Wilson, St. Andrews. Prof. Dr. H. Winkler, Tübingen. Geheimrat Prof. Dr. L. Wittmack, Berlin. Prof. Dr. V. B. Wittrock, Stockholm. Prof. Dr. E. Zacharias, Hamburg. Prof. Dr. H. E. Ziegler, Jena. Zur Entgegennahme von Beiträgen haben sich bereit erklärt für: Österreich, Deutschland, Frankreich, Rußland, Italien und für die Schweiz: Prof. Dr. Erich v. Tschermak, Präsident des Internationalen Komitees, Wien, XIX., Hochschule für Bodenkultur. England: Professor W. Bateson, Grantchester-Cambridge, Merton House. Japan: Prof. M. Miyoshi, Tokio, Imperial University. Amerika: Prof. C. B. Davenport, Cold Spring Harbor, Long Island, N. J., U. S. A., Carnegie Institution Department of Experimental Biology. Dänemark, Norwegen und Schweden: Prof. Dr. O. Rosenberg, Stockholm, Tegnérlunden 4. Belgien und Holland: Prof. Dr. I. P. Lotsy, Leiden (Holland), Rijn-en Schiekade 113."

Dieser Aufruf wurde nun durch Prof. v. Tschermak und dem Schriftführer an die Forscher und Züchter des In- und Auslandes versandt. Der unermüdlichen Arbeit Prof. v. Tschermaks gelang es in relativ kurzer Zeit aus wissenschaftlichen Kreisen

den sehr beträchtlichen Betrag von 5000 Kronen hereinzubringen. In erster Linie waren es England und Amerika, die Länder, in denen Mendels Arbeiten von Anbeginn die größte Wertung gefunden hatten, die sich mit stattlichen Beiträgen einstellten; aber auch aus den andern Ländern Europas und selbst aus dem fernen Japan wurden größere Spenden gesandt. Auf ein von Prof. Davenport unterstütztes Gesuch des Brünner Komitees hin zeichnete der großmütige Gönner der Wissenschaft Herr Dr. Andrew Carnegie einen Beitrag von 100 Dollars zu Gunsten des Denkmalfondes.

So konnte denn zu Beginn des Jahres 1907, als sich das vorbereitende Komitee an die Bevölkerung Brünns und Mährens wandte, schon auf eine stattliche Reihe von Erfolgen hingewiesen werden. Im Jänner des Jahres 1907 wurden nahezu 500 Einladungen zum Beitritt in ein zu gründendes großes Lokalkomitee ausgesandt. In wenigen Wochen waren weit über 100 Beitrittserklärungen eingelangt; es konnte am 3. März zur Konstituierung des Lokalkomitees geschritten werden. In dem Saale des mähr. Gewerbevereines, der auch in den folgenden Jahren durch Ueberlassung der Lokalitäten dem Denkmalkomitee in dankenswerter Weise entgegenkam, fand die zahlreich besuchte konstituierende Sitzung statt. Hofrat A. Makowsky eröffnete die Versammlung und gab in kurzen Zügen ein Bild der bisher erzielten Erfolge. Nachdem der Schriftführer der Versammlung über die Bedeutung Mendels und seiner Forschungen einige Aufklärungen gegeben hatte, konstituierte sich das große Lokalkomitee und wählte Hofrat G. v. Nießl zum Obmann, Hofrat Prof. A. Makowsky zum Obmannstellvertreter. Als einige Monate später Hofrat v. Nießl nach Wien übersiedelte, trat Hofrat Makowsky an seine Stelle, während Dr. St. Freiherr von Haupt zum Obmannstellvertreter gewählt wurde. Diese beiden Herren im Vereine mit einem ursprünglich aus sechzehn, später durch Kooptierung aus zwanzig Mitgliedern bestehenden Exekutivkomitee nahmen von diesem Zeitpunkte die Durchführung der Aktion auf sich. Das große Lokalkomitee wurde nur noch ein einzigesmal, im November 1908, zu einer Sitzung einberufen. Das Exekutivkomitee hingegen hielt von seiner Konstituierung bis zur Denkmalsenthüllung im ganzen 37 Sitzungen ab. Sie wurden bisweilen in der Wohnung des Obmannstellvertreters Baron Haupt, der nach dem Tode des verdienten Obmannes Hofrates Alexander Makowsky (1908) zum

Obmann gewählt wurde, abgehalten, bisweilen im Beratungszimmer des mährischen Gewerbevereines, meistens jedoch in den Sitzungssälen des Rathauses.

Im Frühling des Jahres 1907 setzte die Propaganda des Komitees nach zwei Richtungen ein. Der Schriftführer hielt namentlich in Lehrerkreisen eine größere Anzahl von Vorträgen über Mendel und sein Werk ab und veröffenlichte im „Tagesboten" einige Feuilletons über dieses Thema, um so in der Bevölkerung eine Platform für das Verständnis der ja dem Laien nicht so unmittelbar einleuchtenden Prinzipien des Mendelismus anzubahnen. Daß dieses Verständnis lange Zeit nicht in hervorragendem Maße vorhanden war, davon zeugt manche heitere Episode aus der ersten Zeit der Propaganda. So stand der Autor einmal mit zwei biederen Altbrünner Bürgern vor einem großen Bilde Mendels, das in dem Schaufenster einer Buchhandlung ausgestellt war. „Wer ist denn das, der Mendel?" fragte der eine in dem etwas breiten Brünner Dialekt. „No, das weißt' nicht? Von dem hat ja die Stadt Brünn eine Vererbung gemacht!" antwortete der Gefragte, der sich mit „gesundem Menschenverstand" den ihm mehr oder weniger fremden Begriff der „Vererbung" in den gewohnteren der „Erbschaft" umgesetzt hatte.

Begreiflicher Weise war es nicht ganz leicht, diesem „gesunden Menschenverstand" das Verständnis für Mendels Bedeutung zu erschließen und es kam auch des öfteren zu Konflikten mit seinen Vertretern. So als sich einige einflußreiche Altbrünner „Droogstoppels" gegen die Errichtung des Mendeldenkmals auf dem Klosterplatze wehrten, weil dadurch die Schaubuden und Karussels unmöglich würden, durch die angeblich Geld in die Bevölkerung gebracht werde; oder als andere gegen die Errichtung eines Denkmals für einen „Pfaffen" protestierten. Immerhin scheint es in den fünf Jahren der Propaganda gelungen zu sein, der Majorität, wenn schon nicht volles Verständnis, so doch den Respekt für Mendels Werke beizubringen. Für die Person des Forschers war, namentlich bei den älteren Leuten, die den gütigen Prälaten noch in Erinnerung hatten, von vornherein nur Achtung und Verehrung vorhanden.

Am 15. März 1907 hielt Universitätsprofessor Dr. Hans Molisch, der, selbst ein Brünner Kind, Mendel noch persönlich gekannt hatte, zu Gunsten des Denkmalsfonds im großen Festsaale des Deutschen Hauses einen Demonstrationsvortrag über

„Leuchtende Pflanzen“ ab. Der Vortragende, dessen Redekunst ja bekannt ist, betonte in der Einleitung die Bedeutung Mendels für die moderne Naturwissenschaft. Es waren viele Hunderte von Zuhörern erschienen, die nun zum erstenmale aus dem Munde eines hervorragenden Forschers auf den Wert der Entdeckung ihres Mitbürgers aufmerksam gemacht wurden. Der in mehrfacher Beziehung lichtvolle Vortrag hatte übrigens neben dem ideellen auch einen sehr respektablen, materiellen Erfolg, indem durch ihn nahezu 400 Kronen dem Denkmalsfond zugeführt wurden.

Einen zweiten Vortrag zu Gunsten dieses Fondes hielt am 3. Mai 1907 der Wiederentdecker Mendels Prof. Dr. E. v. Tschermak über „Gregor Mendels Vererbungsgesetze“ ab. Auch dieser Vortrag, der im Saale des Erzherzog Rainer-Museums stattfand, war sehr gut besucht und führte den Sammlungen einen namhaften Betrag zu. Die Mendel'schen Grundgesetze, ihre weite Geltung in der Organismenwelt, die scheinbaren Ausnahmen und deren Erklärung resp. Zurückführung auf die Grundgesetze, die praktische Anwendung des Mendelismus — über alle diese zum Teile recht komplizierten Verhältnisse wurde das Brünner Publikum vom Vortragenden mit Hilfe zahlreicher Lichtbilder aufgeklärt.

Nun schien der Boden für eine große Sammelaktion genügend vorbereitet. In zwanzigtausend Exemplaren wurde ein mit dem Bilde Mendels geschmückter Aufruf gedruckt, den mährischen Tageszeitungen als Beilage beigegeben und an alle Interessenten gratis verteilt. Auch dieser vom großen Lokalkomitee unterzeichnete Aufruf sei hier wiedergegeben.

„Ein Denkmal für J. Gregor Mendel, den weltberühmten mährischen Naturforscher. Vor vierundzwanzig Jahren, am 6. Jänner 1884, schloß in Brünn J. Gregor Mendel, der Prälat des Altbrünner Augustinerstiftes, die Augen zum ewigen Schlummer. Hunderte, denen er Gutes und Liebes erwiesen hatte, erinnerten sich, daß ihnen ein Freund gestorben sei und erwiesen ihm die letzte Ehre. Und hundert andere folgten in Staatsgewändern dem Würdenträger — nur wenige, ganz wenige aber wußten, daß ein großer, unsterblicher Forscher zu Grabe getragen wurde. — Gregor Mendel hat unsere Vaterstadt Brünn und unser Heimatland Mähren berühmt gemacht. Seit der im Jahre 1900 erfolgten Wiederentdeckung seiner bis dahin vergessenen Werke ist eine ganze Bibliothek über die von ihm aufgefundenen wunderbaren Gesetze geschrieben worden. Diese Gesetze sind das Resultat von über 10.000 Kreuzungs-

versuchen mit den verschiedensten Pflanzen, die Mendel in den Jahren 1854—1868 im Altbrünner Klostergarten mit seltener Geduld und Ausdauer durchführte; sie haben nicht nur zur Erklärung der geheimnisvollen Tatsachen der Vererbung wesentlich beigetragon und so die größte wissenschaftliche Bedeutung erlangt, sie sind vielmehr auch für die gesamte Landwirtschaft und Industrie dadurch von ganz besonderer Wichtigkeit, daß es mit ihrer Hilfe möglich wurde, neue, samenbeständige Edelrassen in viel kürzerer Zeit als bisher rein zu züchten. Pflanzenbau aller Art, Zuckerrüben- und Hopfenkultur, haben im „Mendelismus" eine Grundlage erhalten, auf der eine bedeutende Steigerung der Ertragsfähigkeit und des Gewinnes zum Teile schon durchgeführt wurde, zum Teile noch durchgeführt werden wird. Ursprünglich sind die Mendelschen Gesetze nur für Pflanzen nachgewiesen worden. Doch hat es sich gezeigt, daß sie auch bei der Bastardierung von Tieren ihre Geltung behalten, daß auch Tiere, wie der Fachausdruck besagt, „mendeln"; auch für die Tierzucht also hat Mendel neue, aussichtsreiche Wege eröffnet. Jahrzehntelang waren diese großartigen Forschungen vergessen. Das Andenken an den Menschen Mendel, an den deutschen, freisinnigen Priester, an den ausgezeichneten, milden Lehrer ist bei allen, die mit ihm zu seinen Lebzeiten in Berührung gekommen sind, noch wach und rege. Für uns aber, seine Epigonen, ist die Gelegenheit gekommen, unserem großen Mitbürger dafür zu danken, daß er unsere Vaterstadt berühmt gemacht hat. Ein Lokalkomitee hat es sich zur Aufgabe gesetzt, Gregor Mendel, dem Begründer der modernen Vererbungslehre, auf dem Klosterplatze in Brünn, unfern der Stätte seines Wirkens, ein würdiges Denkmal zu setzen. An alle Freunde und Förderer der Wissenschaft, an alle Bewohner Mährens und Schlesiens ergeht die Aufforderung, zur Ehrung ihres größten Mitbürgers ein Scherflein beizutragen. — Das Lokalkomitee: Das Ehrenpräsidium: Bürgermeister Dr. August Ritter von Wieser; Erster Bürgermeisterstellvertreter Rudolf M. Rohrer sen.; Zweiter Bürgermeisterstellvertreter Regierungsrat Karl Kandler. — Das Exekutivkomitee: Abt und inf. Prälat P. S. Bařina, Herrenhausmitglied; Kais. Rat A. Berger, Hofbuchhändler; Dr. Eduard Burkart, Buchdruckereibesitzer; E. Gerischer, Fachlehrer; Dr. Stephan Freiherr von Haupt, Landtagsabgeordneter, Obmannstellvertreter; Dr. H. Iltis, Schriftführer; Dipl. ing. Dr. H. Kellner, Baudirektor; Prof. Dr. O. Leneczek, Kassier; Hofrat Prof. A. Makowsky, Obmann; Prof. Dr. K. Mikosch; Hofrat Dr. J. Graf Pötting-Persing; Rudolf M. Rohrer jun., Buchdruckereibesitzer; Prof. A. Rzehak; Staatsrat Prof. F. Schindler; Hofrat Dr. K. Schober; A. Zenzinger, Gartendirektor. — Das große Komitee: J. Bittner, k. k. Landesgerichtsrat; K. Brandhuber, Landtagsabgeordneter, Bürgermeister von Olmütz; Dr. F. Brenner, Primarius, Sanitätsrat; Dr. B. Bretholz, Landesarchivar; A. Burghauser, k. k. Obergeometer; K. Czerveny, Fachlehrer; H. R. v. Chlumecky, k. k. Statthaltereirat i. P.; Franz Czermak; F. Czižek, Direktor; Deutsche Gesellschaft in Altbrünn; E. Donath, o. ö. Professor; Dr. J. Ekstein; H. Baron d'Elvert, Abgeordneter; A. Elis, Direktor (Auspitz); E. Exner, Stadtrat; Dr. A. Fischel, Abgeordneter; E. Freude, Fachlehrer; J. Gschladt, k. k. Realschuldirektor (Auspitz); J. Habermann, o. ö. Professor; Dr. G.





Das Gregor Mendel-Denkmal in Brünn.

Hamel, o. ö. Professor; W. Hanaczek, k. k. Realschuldirektor (Ostrau); G. Heinke, Wasserwerksdirektor; H. Heller, kais. Rat; J. Homma, k. k. Oberforstrat; M. Hönig, o. ö. Professor; F. Hrach, o. ö. Professor; H. Hrdliczka, Stadtrat; V. Inderka, Bürgermeister von Iglau; Dr. R. v. Janeczek, k. k. Oberlandesgerichtsrat; P. Klement Janetschek, Konsistorialrat; Dr. O. Janiczek, Advokat; R. v. Januschka, k. k. Statthalterei-Vizepräsident i. P.; Dr. J. Jarolim, Abgeordneter; Dr. G. Jaumann, o. ö. Professor; A. Jelinek, Stadtbaumeister; F. Katzer, Realschulprofessor; P. J. Kapusta, Domkapitular und Prälat; Dr. M. Kinter, fürsterzbischöflicher Rat (Raigern); P. Klekler, Lyzealdirektorin; L. Kliment, o. ö. Professor; K. Klumpner, Realschulprofessor (Auspitz); J. Kosch, k. k. Oberbaurat; Dr. N. Kocourek, Direktor; F. Kraetzl, Forstmeister (Ung.-Ostra); P. Kresnik, o. ö. Professor; W. Lauche, Regierungsrat; K. Landrock, Fachlehrer; H. Laus, k. k. Professor; Dr. L. Liehmann, Stadtphysikus; Lehrerklub für Naturkunde; Lehrerverein, Brünner; L. Lusar, Kais. Rat; Dr. Ludwig, Vizebürgermeister (Auspitz); Dr. H. Maly (Auspitz); O. Maly, k. k. Prof. (Auspitz); J. Manda, Fachlehrer; J. Matzura, k. k. Professor; Prof. F. Meißner (Iglau); Wlad. Graf Mittrowsky v. Nemyšl; F. Molisch, Kammerrat; Museumsgesellschaft, Mährische; A. Naske, Direktor; Naturforschender Verein (Troppau); P. Neumann, o. ö. Professor; R. Neumann, k. k. Professor; A. Oborny, Direktor (Leipnik); A. Ordelt (Petersdorf); J. v. Pfefferkorn, Statthaltereirat; E. R. v. Proskowetz sen. (Kwassitz); Dr. E. R. v. Proskowetz jun. (Kwassitz); S. Puchreiter, akadem. Maler; K. R. v. Reichenbach, k. k. Gymnasialdirektor; R. Reidl, k. k. Professor; P. Cyrill Riedl, Stadtpfarrer; J. Rudovsky, k. k. Veterinärreferent; O. Schier, Bürgerschuldirektor; Dr. A. Schindler (Zuckmantel); Dr. F. Schindler (Botenwald); K. Schirmeisen, Fachlehrer; E. Schleimayer, Bürgermeister (Auspitz); Dr. L. Schmeichler, Privatdozent; Dr. Schnarf, k. k Professor (Iglau); F. Schnitzler, Regierungsrat; G. R. v. Schoeller, Großindustrieller; Dr. K. Schober, Hofrat und Landesschulinspektor i. P.; Dr. W. Schram, Kaiserl. Rat; H. Schweinitz, Stadtrat; A. Schwarz, Lyzealdirektor (Ostrau); O. Graf Serényi, Landeshauptmann; L. Freih. v. Stahl (Diwnitz); A. Steinermayr, o. ö. Professor; Dr. Fr. v. Teuber; J. Tonner, Fachlehrer; E. Urban, Kaiserl. Rat; J. Vaňha, Professor; M. Graf Vetter von der Lilie, Geh. Rat; Fr. Wannieck, Großindustrieller (Meran); Dr. E. Waelsch, o. ö. Professor; H. Welzl, Schriftsteller; A. Wemola, Fachlehrer; Dr. P. Wenzliczke, Sanitätsrat; A. Wildt, Bergingenieur; K. Wosahla, Bürgerschuldirektor; K. Zaar, Regierungsrat, k. k. Realschuldirektor; J. Zdara, Fachlehrer; F. Zdobnitzky, Fachlehrer; K. Zickler. o. ö. Professor; H. Zimmermann, Professor (Eisgrub)."

Im Verlage des Komitees erschien ferner eine Broschüre des Schriftführers „Gregor Mendel als Forscher und Mensch", die gleichfalls zu Propagandazwecken gratis verteilt wurde.

Gleich in einer der ersten Sitzungen des Exekutivkomitees hatte der Obmannstellvertreter Baron Haupt erklärt, sich mit einem größeren Betrage an die Spitze der Sammlungen zu stellen. Er zeichnete für sich und seine Familie 2000 Kronen.

Die nächsten großen Spenden waren namentlich der Mühewaltung des verdienten Obmannes Hofrat Prof. A. Makowsky zu danken, der es sich trotz seines hohen Alters nicht nehmen ließ, persönlich im Altbrünner Stift vorzusprechen; von dem ehemaligen Lieblingskleriker Mendels, dem Pfarrer von Altbrünn, P. Clemens Janetschek unterstützt, gelang es den Prälaten, der auch fernerhin die Denkmalaktion in der freigebigsten Weise förderte, zur Zeichnung der großen Summe von 3000 Kronen zu bewegen. Hofrat Makowsky schrieb auch an seinen Freund, den Großindustriellen Friedrich Wannieck und erhielt, von diesem sofort die Zusage eines Beitrages von 2000 Kronen. Leider war es Hofrat Makowsky nicht vergönnt, die Durchführung der Denkmalidee, für die er so viel getan hatte, zu erleben.

Ganz besonders hervorgehoben soll hier auch die munifizente Spende des Herrenhausmitgliedes Julius R. v. Gomperz werden, der durch einen Beitrag von 3000 Kronen den Denkmalfond, dem inzwischen aus allen Kreisen der Bevölkerung größere und kleinere Spenden zukamen, bedeutend erhöhte; ferner seien von größeren Spenden die Sr. Durchlaucht des regierenden Fürsten Johann von und zu Liechtenstein mit 1000 Kronen und die gleich hohe des Großindustriellen Viktor R. v. Bauer erwähnt.

Im Anfang des Jahres 1908 hatten die Sammlungen bereits die für einen derartigen Zweck wohl selten hohe Summe von über 25.000 Kronen erreicht. Im Oktober desselben Jahres stellte der Obmannstellvertreter Landtagsabgeordneter Baron Haupt im mährischen Landtag den Antrag, dem Gregor-Mendeldenkmalfond aus Landesmitteln eine möglichst hohe Subvention zu gewähren; der Landesausschuß votierte auch in Kürze einen Beitrag von 5000 Kronen. Auf Grund einer Intervention der Komiteemitglieder Baron Haupt und R. Rohrer jun. endlich wurde dem Denkmalfond vom k. k. Ministerium für Kultus und Unterricht die ganz ungewöhnlich hohe Summe von 12.000 Kronen als Subvention bewilligt. Ohne das außerordentliche Entgegenkommen des Ministeriums, insbesonders Sr. Excellenz des Herrn Ministers für Kultus und Unterricht Grafen Stürgh, wäre es kaum möglich gewesen, dem Denkmal die geplante würdige Ausgestaltung zu geben.

Gegen Ende des Jahres 1907 setzte sich im Auftrag des Komitees der Schriftführer mit einer Anzahl mährischer Künstler

und zwar mit den Herren Theodor Brennek, Edmund Klotz, Hugo Lederer, J. Puchreiter und Karl Wollek in Verbindung und lud sie auf Grund der von Herrn Museumsdirektor J. Leisching vorgeschlagenen Wettbewerbsbedingungen zu einer geschlossenen Konkurrenz ein. Da Herr Hugo Lederer im letzten Moment wegen Ueberbürdung mit Aufträgen absagte, wurde an seiner Stelle Herr Bildhauer Theodor Charlemont zur Mitwirkung aufgefordert. Jeder der sich am Wettbewerb beteiligenden Künstler erhielt eine Entschädigung von 500 Kronen zugesichert. Für das Modell, welches als das beste bezeichnet werden würde, war für den Fall, daß es aus irgend einem Grunde nicht zur Ausführung bestimmt werden sollte, ein erster Preis von 800 Kronen vorgeschlagen.

Schon vor der Konkurrenzausschreibung war im Exekutivkomitee die Platzfrage einer eingehenden Erörterung unterzogen worden. Herr Professor Kaspar R. v. Zumbusch hatte die große Liebenswürdigkeit persönlich nach Brünn zu kommen, um dem Komitee in dieser schwierigen Frage behilflich zu sein. Neben dem Altbrünner Klosterplatz waren noch der Getreidemarkt, die Elisabethstraße und die Spielberganlagen vorgeschlagen worden. Nach sorgfältiger Berücksichtigung aller künstlerischen und historischen Gründe kam man aber auf das ursprüngliche Projekt zurück. Da die eventuell in Betracht zu ziehende, mit einem Gitter umschlossene Gartenanlage vor dem Augustinerstift nach einer Mitteilung des Prälaten schon für ein Denkmal des ehemaligen Konventualen P. Paul Křižkowsky, der den gregorianischen Kirchengesang reformiert hatte, bestimmt war, einigte sich das Komitee auf den freien, der Stiftskirche gegenüberliegenden Klosterplatz.

Anfang Mai trafen die Modelle in Brünn ein und wurden im Erzherzog Rainer-Museum aufgestellt. Am 11. Mai 1908 trat die Jury zusammen. Aus Wien trafen die Herren Professoren Edmund Hellmer und Kaspar R. v. Zumbusch ein; aus Brünn wurden der Jury die Herren A. Dreßler, Baron Dr. St. Haupt, Ing. Dr. H. Kellner, Direktor J. Leisching, R. Rohrer jun. und Gartendirektor Zenzinger zugezogen. Nach eingehender Besichtigung der eingelangten fünf Modelle wurde dem Entwurf mit dem Kennwort „Dem Forscher Mendel" einstimmig der erste Preis zuerkannt, zugleich aber beschlossen, dem Denkmalausschuß zu empfehlen, den Auftrag zur Ausführung

an die Bedingung zu knüpfen, daß der betreffende Künstler an seinem Entwurfe jene Aenderungen vornehme, welche ihm die Herren Prof. Hellmer und v. Zumbusch namens des Preisgerichts bekannt geben würden. Bei Eröffnung der Briefumschläge erwies sich als Schöpfer des preisgekrönten Entwurfes der akademische Bildhauer Theodor Charlemont (Wien).

Nach dem Schiedsspruche blieben die Modelle eine Zeit lang zur allgemeinen Besichtigung aufgestellt. Die Stimme der Bevölkerung gab dem Urteil der Jury recht. Das Denkmal Charlemont ist eine ebenso künsterisch feine als originelle Lösung der gestellten Aufgabe. Charlemont läßt den jungen Priester im einfachen Ordenshabit aufrecht sich an eine Hecke stilisierter Erbsen und Bohnen, seiner klassischen Objekte, lehnen und mit den seitwärts ausgestreckten Händen nach Blüten und Blättern greifen. Das edle durchgeistigte Antlitz blickt sinnend in die Ferne. Der rechte Fuß ist etwas vorgeschoben, das Haupt unbedeckt. Für den Kopf des Forschers standen Charlemont nur Photographien zur Verfügung; trotzdem gelang es ihm mit edelstem Ausdruck eine große Lebendigkeit und Natürlichkeit im Gesicht des Dargestellten zu vereinen. Hecke und Sockel waren im ursprünglichen Modell etwas breiter und ausladender gedacht, wurden aber später aus technischen und künstlerischen Gründen schlanker und aufstrebender ausgeführt. An dem Sockel sind zu beiden Seiten des Schildes, welches die Aufschrift trägt, in leichtem Relief, knieend und nackt, ein Jüngling und ein Mädchen gebildet. Sie reichen einander zu Füßen Mendels die rechten Hände. Dieser Schmuck des Sockels deutet in zarter Allegorie die große allgemeine, auch auf das menschliche Leben sich erstreckende Bedeutung der Mendel'schen Vererbungsgesetze aus. Das große Denkmal ist ein Werk edelster Bildhauerkunst von wahrhaft griechisch heiterer Harmonie.

Nach Schluß der Ausstellung führte Charlemont die vom Komitee gewünschten geringfügigen Aenderungen im Einvernehmen mit den Professoren Hellmer und v. Zumbusch aus. Die Materialfrage rief noch einige Zeit mehr oder weniger eindringliche Diskussionen hervor. Eine Anzahl Brünner Herren sprach sich in Anbetracht des ungünstigen Brünner Klimas und der rauchigen, an Gasen reichen Luft für Bronze als Material aus. Endlich aber schloß man sich der Ansicht des Künstlers an,

der eine Ausführung in weißem Laaser Marmor für wirkungsvoller und angemessener erklärte.

Im Laufe des Jahres 1909 hatte Charlemont das naturgroße Ton- und Gypsmodell fertiggestellt. Die Lieferung der Marmorblöcke aus den Laaser Hofbruchwerken besorgte die Wiener Firma E. Hauser, die auch im übrigen den technischen Teil der Ausführung und den Transport in einwandfreier Weise durchführte.

Schon viel früher war mit dem Künstler ein regelrechter, von dem Mitglied des Exekutivkomitees Dr. Otto Janiczek entworfener Vertrag geschlossen worden, in dem als Termin der Fertigstellung des Denkmals der 1. September 1910 bezeichnet worden war. Als Prämie für den Fall der rechtzeitigen Fertigstellung und der sonstigen Erfüllung aller Bedingungen war außer dem für das Denkmal festgesetzten Betrag eine Anerkennungssumme von 5000 Kronen in den Vertrag eingestellt. Diese Summe wurde Herrn Theodor Charlemont auch kurze Zeit nach der Denkmalenthüllung mit einem herzlichen Dankschreiben übersandt.

Während der Fertigstellung des Denkmals durch den Künstler wurden die Sammlungen ununterbrochen fortgesetzt. Es wurde ein eigenes Sammelkomitee gebildet. Nachdem der ursprüngliche Kassier Herr Prof. Leneczek wegen sonstiger Ueberbürdung resigniert hatte, wurde Herr Buchdruckereibesitzer Dr. E. Burkart an seiner Stelle gewählt. Dieser unterzog sich von nun an mit wahrem Feuereifer seiner nicht immer dankbaren Aufgabe. So manchen Brünner Großindustriellen, den bis dahin nur recht wenige Beziehungen mit der Forschung verknüpft hatten, brachte seine Beredsamkeit dazu, auf dem Altar der Wissenschaft ein stattliches Sümmchen zu opfern. So gelang es schließlich, den größten Teil des nötigen Betrages — nahezu 64.000 Kronen — durch die Sammlungen aufzubringen; das noch restierende Defizit von ungefähr 3000 Kronen wurde zum Teil durch das Altbrünner Stift, das zu seinem schon geleisteten Beitrag von 3000 Kronen noch neuerlich 1000 Kronen hinzufügte, gedeckt, zum größten Teil nahm der Obmann des Komitees, Dr. Baron St. v. Haupt, die Tilgung der Restschuld in liberaler Weise auf sich.

So konnte denn langsam an die Aufstellung des Denkmals gedacht werden. Die Gemeinde Brünn taufte durch Sitzungsbeschluß den Klosterplatz, auf dem das Denkmal postiert werden

sollte, in „Gregor Mendelplatz“ um und übernahm die Fundierung des Denkmals sowie die Schaffung einer Gartenanlage. Herr Stadtgärtner Meißner entwarf nach einem Plan des früheren Gartendirektors Zenzinger mit kunstgeübter Hand mehrere Skizzen für die gärtnerische Ausgestaltung des Platzes; von diesen wurde eine gewählt, nach der das Monument rückwärts von einem Halbrund dunkler Lebensbäume umgeben und gegen die dahinter liegenden Gebäude abgeschlossen erscheint, während ein Rasen- und Blumenparterre sich vorne daran schließt.

Anfangs September 1910 langte das Denkmal in Brünn an. Herr Baumeister Johann Theimer führte die Aufstellung und die Holzverschalung in einwandfreier Weise durch. Die Ausschmückung des Platzes nahm die Gemeinde Brünn auf sich, die Errichtung von Tribünen besorgte unter Verzicht auf jedes Entgeld die hiesige Firma Ambros und Pollak. Gegen Ende des Monats September waren alle Arbeiten beendet.

Weit über tausend Einladungen waren vom Schriftführer des Komitees, der hiebei von den Herren Prof. Dr. v. Tschermak und Dr. Eduard Burkart unterstützt wurde, ins In- und Ausland versendet. Die bald in großer Zahl einlaufenden Anmeldungen zur Enthüllungsfeier und zum Festbankett ließen einen würdigen Verlauf des Festes erhoffen.

Am Vorabend der Enthüllung fand im Deutschen Hause die Begrüßung der bereits angekommenen Festgäste durch die beiden Obmänner des lokalen und internationalen Komitees und sodann eine gemütliche Zusammenkunft im Speisesaal des Deutschen Hauses statt. Aus England war der berühmte Vertreter des Mendelismus Professor William Bateson aus Cambridge erschienen, aus Paris Dr. A. Haagedorn, aus Holland der Sekretär der Haarlemer Gesellschaft der Wissenschaften Prof. Dr. J. P. Lotsy, aus Svalöf in Schweden Privatdozent Dr. Nilsson-Ehle, aus Deutschland die Herren Prof. Dr. E. Baur (Berlin) und Prof. Dr. v. Rümker (Breslau), aus Wien die Professoren Grobben, Hatschek, Molisch, Burgerstein, Privatdozent Dr. Porsch, Generalsekretär Brunnthaler, aus Prag Prof. Dr. Němec und Assistent Dr. Peklo erschienen, dann die beiden Neffen Mendels Dr. A. und Dr. F. Schindler mit ihren Familien, aus Mendels Geburtsorte Heinzendorf Bürgermeister Mendel, der einzige männliche Träger dieses Namens, aus Brünn endlich die meisten Mitglieder des engeren Lokalkomitees.

In einem Nebenzimmer hatte der Schriftführer eine kleine Ausstellung von Mendelmanuskripten und anderen Reliquien arrangiert, die ihm zum großen Teil in liebenswürdigster Weise durch Herrn Prälaten P. S. Bařina zur Verfügung gestellt worden waren. Außer dem im Besitze des Naturforschenden Vereines befindlichen Originalmanuskript von Mendels Hauptwerk „Versuche über Pflanzenhybriden" und zahlreichen kleineren Manuskripten waren auch die meteorologischen und Sonnenflecken-Beobachtungen Mendels, die seine staunenswerte Genauigkeit und Sorgfalt dokumentierten, und viele Briefe des großen Forschers ausgestellt. Mehrere Porträts, darunter ein großes Oelgemälde aus dem Augustinerstift, eine Kreidezeichnung aus dem Besitze des Schriftführers und ein von dem Photographen Kunzfeld angefertigtes Pastellporträt zeigten die Züge des Gelehrten in allen Lebensperioden. Ferner waren zahlreiche Dokumente von dem Taufschein an bis zu den Vorlesungsverzeichnissen der Universität und den Zeugnissen über die Lehrtätigkeit an der Brünner Realschule zu sehen, ebenso die wissenschaftlichen Instrumente, das Mikroskop und das Barometer, die Mendel benutzte, ein Herbar, ja sogar seine silberne Tabaksdose.

Sowohl am Abend während der zwanglosen Zusammenkunft als auch am nächsten Tage nach dem Festbankett wurde die Ausstellung, die so ziemlich alles enthielt, was von dem großen Forscher übrig geblieben war, von Fremden und Einheimischen mit Interesse besichtigt.

Die zwanglose Zusammenkunft im Deutschen Hause fand in dem gemütlichen Weinstübchen beim „Pfauen" eine noch zwanglosere Fortsetzung. Unter dem jovialen Präsidium Professor Batesons trafen sich hier die jüngeren Gäste und Komiteemitglieder, um erst in vorgerückter Nachtstunde voneinander Abschied zu nehmen.

Am nächsten Tage, dem 2. Oktober 1910, schien die milde Herbstsonne so fröhlich auf unsere Landeshauptstadt nieder, als wollte sie den Ehrentag der Forschung mitfeiern helfen. Die Häuserfronten auf dem Gregor Mendelplatz waren bunt beflaggt. Auf beiden Seiten standen mit schwarzgelben Fahnen geschmückte Tribünen. Der Festplatz selbst war von eingesetzten Tannenbäumen umrahmt und eine freudige Gesellschaft erfüllte ihn bis auf das letzte Plätzchen. Flaggen wehten von hohen Masten. Einige Teilnehmer hatten vor der Enthüllung dem feierlichen

Hochamt beigewohnt, das der Amtsnachfolger Mendels, Prälat P. S. Bařina, in der Klosterkirche zelebrierte.

Um halb 12 Uhr waren der Festplatz und die umliegenden Gassen von Tausenden von Menschen dicht gefüllt. Auf den Tribünen waren die Spitzen der Behörden anwesend, die Exzellenzen Statthalter Dr. Baron Heinold, Oberlandesgerichtspräsident Regner R. v. Bleyleben, Divisionskommandant FML. Freih. von Pflanzer-Baltin, Vertreter des Unterrichts- und des Ackerbauministeriums, die fremden Gäste, der Rektor der Wiener Universität Hofrat Prof. Dr. Bernatzik, der Prorektor Prälat Prof. Svoboda, der Rektor der Wiener Hochschule für Bodenkultur Prof. Dr. Cieslar, der Rektor der Wiener Tierärztlichen Hochschule Prof. Dr. Armin v. Tschermak, der Rektor der Brünner Technischen Hochschule Prof. Ing. Haußner, der Prorektor Staatsrat Prof. Schindler, die Vertreter der meisten Schulbehörden und Schulen etc.

Zu beiden Seiten des Denkmals für das provisorisch durch dunkle Nadelbäume ein wirksamer Hintergrund geschaffen worden war, hatten sich zwei Gesangsvereine mit ihren Fahnen postiert.

Mit einem feierlichen Weihechor eröffnete der Altbrünner Gesangsverein den Festakt. Nun betrat der Schriftführer des lokalen und internationalen Komitees das Podium vor dem noch verhüllten Denkmal. Er hielt folgende Gedenkrede:

„Wenn nun in wenigen Minuten die Hülle vom Standbild Gregor Mendels fallen wird, dann wird, wenn auch in Marmor nur und Stein, ein großer, guter Mensch in unserer Mitte sein. — Den großen Forscher ehren wir heute: Von drüben her grüßt uns der bunte Herbst aus jenen Gärten, in denen vor einem halben Jahrhundert der stille Gelehrte mit den Pflanzen, die er seine Kinder nannte, emsig Zwiesprache hielt, bis sie ihm das große Geheimnis offenbarten, das heute unserer Wissenschaft ein neues Land erschlossen hat. — Den guten Menschen ehren wir: So mancher von Ihnen, verehrte Festgäste, der das Glück hatte, des milden Lehrers Schüler, des gütigen Prälaten Freund zu sein, wird heute in dankbarer Erinnerung sich der Begeisterung freuen, die lang nach Mendels Tode seinem Andenken gezollt wird. — Zwei Drittel seines Lebens hat Mendel im Altbrünner Stift verbracht und wir können wohl mit Fug und Recht Brünn seine zweite Heimat nennen. Seine Wiege aber stand in einem kleinen schlesischen Orte, Heinzendorf bei Odrau, wo er im Jahre 1822 als

Sohn deutscher Bauern geboren wurde. Er besuchte die Schulen in Heinzendorf, Leipnik, Troppau und endlich die Philosophie in Olmütz, wo einer seiner Lehrer ihn auf das stille, wissenschaftlichen Studien günstige Klosterleben aufmerksam machte. Mendel bat die Altbrünner Augustiner um Aufnahme und wurde im Jahre 1843 als Novize eingekleidet. In der nächsten Zeit sind seine Lebensumstände vielfachem Wechsel unterworfen. Er studiert Theologie, ist mehrere Monate in der Altbrünner Pfarre beschäftigt, geht dann als Lehrer für Physik und Griechisch ans Znaimer Gymnasium, übernimmt, nach Brünn rückgekehrt, für den erkrankten Professor Helcelet den naturgeschichtlichen Unterricht an dem Vorbereitungskurs der technischen Lehranstalt und besucht endlich durch zwei Jahre naturwissenschaftliche Vorlesungen an der Wiener Universität. Im Jahre 1854 wurde er Lehrer an der Brünner Staatsrealschule und blieb es nun 14 Jahre lang bis zu seiner Wahl zum Prälaten des Altbrünner Stiftes. Jetzt kam für Mendel eine glückliche Zeit. Nach wohldurchdachtem Plan und mit liebevoller Versenkung in seine Aufgabe begann er in den stillen Klostergärten seine klassischen Bastardierungsversuche. Im Jahre 1865 trug er im Naturforschenden Verein in Brünn jene denkwürdigen Vererbungsgesetze vor, die das Ergebnis von mehr als zehntausend Kreuzungsversuchen waren. Er wurde nicht verstanden, er war der Zeit voraus; doch war ihm selbst die Bedeutung seiner Entdeckung immer klar. Ruhig und bescheiden, aber im Innern von der Größe seines Werkes überzeugt, ging er in dieser glücklichen Zeit als heimlicher Kaiser durchs Leben. Seine Untersuchungen wurden gedruckt, in die Welt verschickt und nicht beachtet, er arbeitete ruhig weiter, ihm war es nicht um den Erfolg zu tun. Er hatte für alles Interesse, was mit der Natur in Zusammenhang stand. Jahrelang studierte er die meteorologischen Verhältnisse von Brünn. Er beobachtete die Sonnenflecken, denen er, auch hierin seiner Zeit voraus, einen Einfluß auf die Witterung zuschrieb. In allem, was er in diesen 14 Jahren tat, prägt sich heitere Ruhe und innere Harmonie aus. Und diese heitere Ruhe übertrug sich auch auf seine Schulstunden, die allen seinen Schülern in lieber Erinnerung geblieben sind. Der ruhigen und beschaulichen Arbeit machte seine Wahl zum Prälaten ein Ende. Er wurde mit äußeren Ehren überhäuft, in viele Korporationen gewählt, zum Oberdirektor der Hypothekenbank gemacht und glaubte überall seine ganze Kraft einsetzen zu müssen. So

blieb ihm dann für seine Lieblinge, die Pflanzen, keine Zeit mehr übrig. Am Ende wurde dieser freisinnige Priester durch eine unglückselige Verkettung von Umständen noch in den Kulturkampf hineingezogen, der auf seine letzten Lebensjahre einen düsteren Schatten warf. — Im Jänner des Jahres 1884 schloß der ausgezeichnete Mann die Augen zum ewigen Schlummer. Als er zu Grabe getragen wurde, da erinnerten sich Hunderte, denen er Gutes und Liebes getan, daß ihnen ein Freund gestorben sei und sie erwiesen ihm die letzte Ehre. Und hundert andere folgten in Staatsgewändern dem Würdenträger — dem Forscher, dem unsterblichen Forscher aber nur wenige, ganz wenige. Was dem Lebenden versagt blieb, wird nun nach sechsundzwanzig Jahren dem Toten in reichem Maße zuteil. Nach äußeren Ehren hat Mendel nie gestrebt; doch wenn er heute auferstände, so würde er sich herzlich darüber freuen, daß sein Werk die Wissenschaft auf neue lichte Bahnen führte. Aus allen Ländern Europas sind verehrte Gäste herbeigeeilt, um ihm heute dafür zu danken, daß er der Forschung neue Pfade bahnte. Wir Brünner aber wollen dankbar seiner gedenken, so oft wir hier vorübergehen und uns freuen, daß er nun, wenn auch in Marmor nur und Stein, für alle Zeit in unserer Mitte bleibt".

Hatten die Worte des Schriftführers eine festliche Würdigung der Persönlichkeit zu geben versucht, so war die nun folgende Gedenkrede des Obmannes des internationalen Komitees Prof. Dr. E. v. Tschermak vor allem der Bedeutung Mendels für die Wissenschaft gewidmet:

„Lange bevor noch irgend jemand daran dachte, dem großen Manne ein Denkmal zu errichten, hatte Gregor Mendel der Wissenschaft und ungewollt sich selbst ein „monumentum aere perennius" gesetzt. Doch war dies Denkzeichen der Mitwelt so gut wie unbekannt geblieben und durch fast vier Dezennien vom Moose undankbarer Vergessenheit überwuchert worden. Erst vor zehn Jahren ward Mendels Lebenswerk gleichzeitig und unabhängig von drei Forschern wieder entdeckt. Erst damit gelangte der einst ausgestreute Same zur Blüte und Frucht. Mendels Großtat war die Schaffung einer rationellen, geradezu mathematischen Fragestellung und einer exakten Methode für die Vererbungsforschung. Er lehrte den Gesamteindruck, den sogenannten Habitus von Pflanzen und Tieren zu zerlegen in Einzeleigenschaften, in

Einzelmerkmale. Diese stellte er paarweise gewissermaßen als Konkurrenten einander gegenüber und verfolgte die Vererbung, die gesetzmäßige Wertigkeit jedes einzelnen. Zu diesem Behufe wurden zunächst solche Formen, die sich nur in wenigen deutlichen Merkmalen unterscheiden, künstlich verbunden, bastardiert. Dabei wurde strenge Inzucht geübt und unter den Versuchspflanzen, vor allem Erbsen und Bohnen, jedes Individuum für sich blühen und fruchten gelassen, endlich eine jede der vielen hundert Pflanzen gesondert abgeerntet und untersucht. Mit der systematischen Merkmalanalyse, der planmäßigen Verfolgung dieser biologischen Elemente der äußeren Erscheinung hat Mendel zugleich die Basis geschaffen für die moderne Weiterführung dieses Grundgedankens, nämlich für das Studium der ursächlichen Elemente, für die sogenannte Faktorentheorie der Vererbung. Auch die Begründung für die zahlenmäßige Aufteilung in der Nachkommenschaft der Bastarde, für das so charakteristische Spaltungsverhältnis 3 : 1 hat Mendel bereits klar gegeben. Auf dem Gebiete der Bastarderzeugung, wo früher unvorhersehbarer Zufall als Regel galt, ward so das Walten strenger Gesetzmäßigkeit erkannt. Damit gewann zunächst die Lehre von der Vererbung im Pflanzen- und Tierreiche, aber auch innerhalb des Menschengeschlechtes eine ganz neue Richtung und Bearbeitungsmöglichkeit. Doch nicht bloß der theoretischen Wissenschaft, auch der praktischen Landwirtschaft brachte der Mendelismus hohe Erleuchtung und reiche Förderung. Ein einzigartiger Aufschwung, eine geradezu fieberhafte Betriebsamkeit auf dem Gebiete der experimentellen Vererbungsforschung wie auch der rationellen Züchtung war die Folge in den verschiedensten Ländern. Heute sehen wir unter dem Banner des Mendelismus neben österreichischen und deutschen Forschern England und Amerika an der Spitze marschieren; aber auch Schweden, Japan und Australien fehlen nicht. So huldigt die Wissenschaft aller Völker und Nationen den Manen des großen Meisters, der unser war und den wir leider zu spät erkannt! Sein Leib ist zerfallen, sein Geist aber lebt in seinem Werk und in der begeisterten Schar seiner Schüler. So wird Gregor Mendels Name, den stolz dies Denkmal kündet, für alle Zeiten hoch im Glanze der Ehren steh'n!"

Nun trat der Obmann des Lokalkomitees Dr. Baron H a u p t auf die Rednerbühne und übergab das Denkmal in die Obhut der Gemeinde Brünn mit folgenden Worten:

„M e n d e l, der große Naturforscher, der geniale Denker, ist uns soeben von berufenem Munde geschildert worden. Gestatten Sie mir nun noch mit wenigen Worten des guten Menschen, des edlen Priesters zu gedenken. Mit Freuden erinnern sich diejenigen unter uns, welche noch das Glück hatten, als Schüler zu Mendels Füßen zu sitzen, jener Tage, da sie mit gespannter Aufmerksamkeit dem fesselnden Vortrage ihres Lehrers lauschen durften. In wie viele Herzen hat er damals die Liebe zu den Naturwissenschaften zu verpflanzen gewußt! Seine Lehrtätigkeit wird stets unvergessen bleiben. Aber nicht nur des Lehrers, auch des Priesters Mendel müssen wir mit Dankbarkeit gedenken. Wenn die Bevölkerung der Stadt Brünn, welche ob ihres Freisinns allgemein bekannt ist, gerade einem Mitgliede des geistlichen Standes ein Denkmal errichtet, so will sie damit den Mann ehren, der das Gebot Christi: „Du sollst Deinen Nächsten lieben wie Dich selbst“, sein ganzes Leben lang zur Richtschnur sich genommen, d e n Mann, der die Pflichten, die ihm sein geistlicher Stand auferlegte, in Einklang zu bringen wußte mit den Anforderungen der freien voraussetzungslosen Forschung, den Mann endlich, der, stolz darauf, dem deutschen Volke entsprossen zu sein, diesem Volke stets mit rührender Anhänglichkeit treu geblieben, sein Deutschtum niemals und nirgends geleugnet hat. Wir errichteten dieses Denkmal in erster Linie dem weltberühmten Naturforscher, aber auch d e m f r e i s i n n i g e n u n d d e u t s c h e n P r i e s t e r, der die Wege zu finden gewußt hat, die zum Herzen des Volkes führen. Möge das wiedererweckte Beispiel seiner Tätigkeit segenbringend wirken für künftige Geschlechter. Und so falle denn die Hülle, welche das Werk des Künstlers verbirgt, und lasse Gregor M e n d e l s Gestalt unter uns erscheinen! Ihnen, sehr geehrter Herr Bürgermeister, als dem Vertreter der Stadt Brünn übergebe ich dieses Denkmal, welches eine der schönsten Zierden unserer lieben Vaterstadt bildet, mit der Bitte, es in Ihre Obhut zu nehmen“.

Schon während der Worte Baron Haupts sank die Hülle des Denkmals. Aus heiterem Himmel strahlte die Sonne auf das herrliche Kunstwerk, sie warf ihren Glanz auf die ausdrucksvollen, mildmenschlichen Züge, das bescheidene Priesterkleid Johann Gregor Mendels. Nicht tot schien der weiße Stein, er atmete einen Geist, dessen erquickendem Einfluß sich niemand entziehen kann, den Geist eines hohen Menschentums und freier voraussetzungsloser Forschung.

Mit wenigen Worten dankte der Bürgermeister Dr. Ritter v. Wieser und nahm das Monument in den Schutz der Stadt. Gleichzeitig legte er im Namen der Stadtgemeinde einen prächtigen Kranz zu Füßen des Denkmals nieder. Nach ihm traten mit Kranzspenden an das Denkmal: Prof. W. Bateson (Cambridge), weiters Vertreter: der Deutschen Botanischen Gesellschaft (Prof. Dr. E. Baur), der Deutschen Gesellschaft für Züchtungskunde in Berlin (Prof. Dr. R. Müller), des Wiener Pflanzenphysiologischen Institutes (Prof. Dr. H. Molisch), der Wiener Zool. Botanischen Gesellschaft (Generalsekretär Brunnthaler), der Deutschen Landwirtschaftlichen Gesellschaft für die Markgrafschaft Mähren (Direktor Ostermayer), der I. d. Staatsrealschule (Direktor Žaar), des Naturforschenden Vereins in Brünn und des Wiener Hofmuseums (der Schriftführer). Ein eindrucksvoller Chor des Brünner Männergesangvereines bildete den würdigen Abschluß der Feierlichkeit. Noch lange Zeit nach Schluß der Feier aber war der Mendelplatz von einer dichten Menschenmenge erfüllt, die an dem Kunstwerk, das einen herrlichen Schmuck des ganzen sich Stadtteiles bildet, gar nicht satt sehen konnte.

Zu Wagen oder zu Fuß begaben sich nun die Festgäste ins Deutsche Haus, wo im großen Festsaal das Bankett vorbereitet war. Der Saal war mit Blumen- und Pflanzengruppen geschmückt; die Kapelle des k. k. 49. Infanterie-Regiments besorgte die Tafelmusik.

An der blumengeschmückten Tafel hatten an 200 Gäste Platz genommen. Zur Rechten des Präsidenten des Lokalkomitees saßen der Statthalter Dr. Baron Heinold, Prof. W. Bateson (Cambridge), Rektor Prof. A. v. Tschermak (Wien), Prof. Dr. J. P. Lotsy (Haarlem), Prorektor Staatsrat Schindler, Prof. Dr. G. Cuboni (Rom), Frau Prof. Hillebrandt (Wien), Dr. Nilsson-Ehle (Svalöf), Philippe de Vilmorin (Paris), Prof. Dr. Mikosch, Prof. Dr. R. Müller (Tetschen-Liebwerd), Generalsekretär Brunnthaler (Wien), der Schriftführer, Dr. O. Porsch (Wien), Dr. A. L. Haagedorn (Paris); zur Linken Baron Haupt, Sektionsrat Dr. Baron Rinaldini (Wien), Prälat P. S. Bařina, Frau Marietta v. Bauer, Prof. Dr. E. Baur (Berlin), Prof. Dr. K. Grobben (Wien), Bürgermeisterstellvertreter R. M. Rohrer sen., Oberst Van Zell, Abg. V. R. v. Bauer, Frau Prof. Hatschek, Bildhauer Th. Charlemont, Bürgermeister Homma (Znaim), Bürgermeister Inderka (Iglau), Prof. Dr. A.

Burgerstein (Wien), Inspektor Pammer (Wien), Dr. O. Janiczek und Baudirektor Ing. Dr. H. Kellner. Zur Rechten des Präsidenten des internationalen Komitees hatten Platz genommen der Oberlandesger.-Präsident Dr. Regner R. v. Bleyleben, Prof. Dr. R. v. Wettstein (Wien), Rektor Prof. Dr. Cieslar (Wien), Rektor Prof. Ing. Haußner, Landeshauptmannstellvertreter Jelinek, Prof. Dr. Molisch (Wien), Prof. Dr. Němec (Prag), Hofrat Prokesch, Prof. Dr. Pintner, Dr. H. Przibram (Wien), Prof. Zickler, Frau Th. Charlemont, Regierungsrat Wolfbauer (Wien). Links reihten sich an den Präsidenten des internationalen Komitees Hofrat R. v. Pollak, Rektor Prälat Dr. Svoboda (Wien), Bürgermeister Dr. R. v. Wieser, Prof. Dr. v. Rümker (Breslau), Madame Philippe de Vilmorin (Paris), Dr. E. R. v. Proskowetz (Kwassitz), Abgeordneter Dr. O. Lecher, Prof. Dr. Fruwirth (Wien), R. M. Rohrer jun., die Neffen Mendels Dr. A. Schindler (Zuckmantel) und Dr. F. Schindler (Botenwald), Bürgermeisterstellvertreter Kandler, Prof. Dr. Joseph (Wien), Stadtphysikus Dr. Kokall, Assistent Dr. Peklo (Prag), Dr. Podpěra, Großindustrieller J. Robert Groß-Seelowitz), Prof. A. Rzehak, Direktor Schwertasek, Direktor Schüller mit Gemahlin, Prof. Dr. Sternberg, S. Strakosch (Wien), Dr. Studnička, Regierungsrat Prof. Wolfbaur (Wien), Prof. Zimmermann (Eisgrub) u. a. m. Das geschmackvolle Arrangement der Tafeln und die Küche des Deutschen Hauses fanden allgemeine Anerkennung.

Nach dem zweiten Gange erhob sich der Obmann des Lokalkomitees Baron Haupt zu einer Begrüßungsansprache an die fremden und einheimischen Gäste und ließ seine Worte in ein Kaiserhoch ausklingen, in das die Versammlung begeistert einstimmte. — Als zweiter Festredner trat der gefeierte Führer der Mendelisten Prof. William Bateson von Cambridge auf. Sein in englischer Sprache gehaltener Toast pries den Fortschritt der Wissenschaft, den Mendels Großtat bewirkte und schloß, indem er darauf hinwies, daß sich die Nationen freudig vereinen, wenn es gilt der Wissenschaft zu huldigen, in deutscher Sprache mit den Worten Schillers:

„Alle Menschen werden Brüder....“

Nach Bateson erhob Prof. v. Rümker (Breslau) sein Glas zu einem Trinkspruch auf den Mendelismus in Oesterreich und auf dessen hervorragendsten Vertreter Prof. Dr. E. v. Tschermak.

Herr Philippe de Vilmorin, aus der berühmten Pariser Züchterfamilie, hielt folgenden schwungvollen Toast:

„En me demandant de prendre la parole au milieu d'une aussi illustre assemblée, vous me faites un grand honneur et en même temps vous m'imposez une tâche au dessus de mes forces. Je n'aurais accepté ni l'honneur ni la tâche, si je n'avais trouvé ici, la triple occasion de payer mon modeste tribut d'admiration à la mémoire de Mendel, de saluer cordialement ceux qui se sont réunis dans le même but, et enfin d'apporter l'hommage reconnaissant des praticiens qui profitent d'une manière féconde des decouvertes récentes dont l'origine se trouve dans les travaux du moine de Brünn. D'autres ont dit, avec autorité, quelle est la portée scientifique des experiences de Mendel. Autant, peut-être plus que Lamarck et Darwin il a hâté les progrès de la biologie générale et la solution du problème des origines, qui, plus que tout autre occupe et intéresse l'humanité. D'autre part, le resultat immédiat des découvertes de Mendel a été de facilitér le travail de ceux qui s'attachent à l'amélioration des races végétales et animales au point de vue de leur utilisation pratique. Les deux recherches ne sont pas incompatibles, ne doivent pas l'être. Et si séduisantes que soient les spéculations purement biologiques, il ne nous faut pas oublier la vieille fable de „L'Astrologue qui se laisse tomber dans un puits". Je n'ai pas besoin de prêcher des convertis, dès le début, ce que nous appelons aujourd'hui l'ecole Mendelienne a compris de quelle utilité la nouvelle science pouvait être à l'agriculture, à l'horticulture, et en général à toutes les applications des sciences de la vie. Il se produit à l'heure actuelle un constant et fécond „échange de bons procedés" entre les théoriciens et les praticiens, et nous devons seulement regretter que ces derniers soient, dans bien des pays, aussi retardataires. Bons ceux qui ont étudié la loi de Mendel et qui en ont étudié les complications vous diront que leurs meilleurs matériaux d'étude sont les varietés préalablement fixées par les éleveurs de plantes et d'animaux. Mendel lui-même aurait dit ainsi; car s'il n'avait eu à sa disposition une série de pois potagers immuables dans leurs caractères propres, et cependant suffisemment proches les uns des autres pour pouvoir être croisés entre eux et donner des hybrides féconds, peut-être n'aurait'il jamais entrepris ses expériences. Depuis lors les plantes et animaux differenciés par la selection, du froment au pois de senteur, de la souris au cheval, ont fourni les meilleurs éléments d'experiences. Mais en revanche quelle aîde la pratique n'a-t'elle pas reçu de la théorie! La route des recherches biologiques sera toujours compliquée comme la vie elle même. Mais autrefois elle était obscure; maintenant elle est éclairée par Mendel. Depuis 10 ans les principes de sa loi sont si bien entrés dans la pratique journalière de la sélection que nous nous demandons comment nos prédécesseurs, privés de cette idée directrice ont pu arriver aux résultats qu'ils ont obtenus. Sans exagération on peut dire que la sélection est passée de l'empirisme à la logique; qu'elle n'est plus un art mais une science. Nous autres praticiens, moi le premier, ne nous flattons pas d'être des savants; nous avons seulement appris à connaître où se trouvent nos collegues scientifiques, et à qui nous pouvons

demander des conseils pour mener à bien notre travail. Notre seule ambition est d'apporter notre pierre à l'édifice, de communiquer nos résultats à ceux qui sont capables de les interpréter et de recevoir en échange des avis qui faciliteront notre oeuvre de sélection rapide et méthodique. Et c'est pourquoi nous demandons à continuer avec les Mendelistes de tous les pays cet „échange de bons procedés" dont je parlais tout à l'heure. Nous aurons à Paris dans un an une conférence internationale de génétique, dans laquelle le côté pratique aura une large part. J'espère, messieurs, vous y voir tous. Vous vous y retrouverez pour célebrer une fois de plus la gloire de Mendel, ce pauvre ignoré qui n'a pas vécu assez longtemps pour voir reconnus: son mérite et la valeur de sa découverte. Je suis persuadé qu'il est au ciel comme tous les bons moines, et qu'en ce moment il peut m'entendre quand je le remercie de ce qu'il a fait pour les sciences et pour améliorer les conditions d'existence terrestre de ses anciens collègues — les hommes".

Nun sprach Herr R. Rohrer jun. im Namen des Brünner Komitees den Dank an die Vertreter der Staats- und Landesbehörden aus, die durch ihre tatkräftige Unterstützung die Errichtung des Denkmals ermöglichten. Se. Exzellenz der Statthalter in Mähren Dr. Baron Heinold erwiederte auf diese Worte, dankte im Namen der Staatsverwaltung den Komiteemitgliedern und erhob sein Glas auf deren Wohl.

In inhaltsreicher und formvollendeter Rede sprach Universitätsprofessor Dr. H. Molisch den Toast auf die Stadt Brünn:

„Als ich heute auf dem Klosterplatze der schönen und erhebenden Enthüllungsfeier des Mendel-Denkmals beiwohnte, eilten meine Gedanken unwillkürlich in meine Jugend zurück. Ich habe als Kind Mendel noch persönlich gekannt. Ich erinnere mich noch ganz genau, wie der heute Gefeierte öfters in der Gärtnerei meines Vaters erschien und hier, die Gewächshäuser durchsuchend, die Pflanzen aufmerksam betrachtete, und daß er mitunter auch zur Weinlese in den Weingärten meines Vaters sich einfand. Diesen Mann noch gesehen und gesprochen zu haben, bedeutet für mich einen kostbaren Schatz. Was mich aber bei der heutigen Feier mit besonderer Freude erfüllte, war der Gedanke, daß heute in der Landeshauptstadt Brünn einem Forscher ein Denkmal errichtet wurde. Das [illegible] gewöhnlicher Fall. Blicken Sie auf Wien, eine der schönsten und größten Städte Europas, wo es mehr als 30 Personendenkmäler auf öffentlichen Plätzen gibt, aber keines gilt einem Forscher eines theoretischen Faches. Die meisten [illegible] Denkmäler

ehren ruhmreiche Herrscher, siegreiche Feldherren, berühmte Dichter, Künstler und Schriftsteller — ein Gelehrtendenkmal aber fehlt in Wien auf einem öffentlichen Platz. Es ist vielleicht nicht ein bloßer Zufall, daß gerade Brünn in die Lage kommt, einem Forscher ein Denkmal zu widmen, denn es ist eine auffallende Tatsache, daß das Land Mähren eine bedeutende Zahl hervorragender Meister auf dem Gebiete der Wissenschaft hervorgebracht hat und noch hervorbringt. Um nun von den gegenwärtigen Mitgliedern der kaiserlichen Akademie der Wissenschaft in Wien zu sprechen, erinnere ich an die glänzenden Namen: E. v. Böhm-Bawerk, Friedjung, Theodor Gomperz, Grobben, Hatschek, Loserth, Mach, Musil, E. v. Tschermak, v. Wiesner, S. Winter, M. Wlassak und andere. Dies spricht meiner Ansicht nach sehr für die intellektuelle Bedeutung und die geistige Energie des Mährers, und es erscheint verständlich, daß gerade in Mährens Hauptstadt der Wissenschaft und einem ihrer ruhmreichen Vertreter ein Denkmal ersteht. — Zur höchsten und letzten Blüte menschlicher Kulturentwicklung gehört die Wissenschaft. Nichts vermag einem Staat größeres Ansehen im Wettstreit der Kulturvölker zu verschaffen als das Blühen der Wissenschaften und erfolgreiche Forschung. Wenn ein Herz durch die Entdeckung neuer Wellen den Grund zur drahtlosen Telegraphie legt; wenn ein Curie durch die Auffindung des Radiums der theoretischen Physik neue Bahnen weist; wenn ein Röntgen uns mit neuen geheimnisvollen Strahlen bekannt macht und die Physik und Medizin auf neue Wege leitet; wenn ein Robert Koch uns das Plattenverfahren zur Isolierung unsichtbarer Keime beschert, damit die moderne Bakteriologie schafft und die moderne Medizin auf neue Fundamente stellt, oder wenn ein Mendel uns durch die Vererbungsgesetze — ich möchte sagen — das Prophezeien auf einem der dunkelsten Gebiete biologischer Wissenschaft, auf dem der Vererbung ermöglicht, so sind dies Kulturwerte, die der ganzen Menschheit heute und auch noch in ferner Zukunft von größtem Nutzen sind, und deshalb sollte jedes Volk dankbar seiner Forscher gedenken. Daher begrüßen wir es mit Freude, daß die Stadt Brünn das Zustandekommen des Mendel-Denkmals nach jeder Richtung so werktätig gefördert und der Wissenschaft damit ihren Tribut gezollt hat. Es drängt mich, der Stadt Brünn und der Gemeindevertretung aufrichtigen Dank zu sagen und die

verehrten Anwesenden zu bitten, ihr Glas mit dem Rufe zu erheben: Heil die Landeshauptstadt von Mähren! Heil Brünn!"

Bürgermeister Dr. v. Wieser erwiederte auf die Worte des Gelehrten und sprach sodann dem Schöpfer des Denkmals Herrn Bildhauer Charlemont den Dank der Stadt Brünn aus.

Den Reigen der Trinksprüche setzte der Prorektor der Brünner Technik Staatsrat Prof. Schindler fort, der am Schluß seiner Rede die Versammlung aufforderte, auf das Wohl der anwesenden Vertreter der Wissenschaft das Glas zu erheben.

Dann sprach im Namen der Verwandten Mendels dessen Neffe, Dr. Ferdinand Schindler aus Botenwald, dem Komitee und der Stadt Brünn den Dank aus. Zum Schlusse nahm Baron Haupt nochmals das Wort, um dem Schriftführer zu danken und der Versammlung die Mitteilung zu machen, daß der Naturforschende Verein in Brünn die Herren Prof. William Bateson und Prof. Dr. E. v. Tschermak zu Ehrenmitgliedern gewählt habe.

Nachdem die letzten Toaste verklungen waren, fand sich der größte Teil der Gesellschaft zu anregendem Gespräch im benachbarten kleinen Festsaal zusammen, wo auf Tischchen der Kaffee serviert wurde. Hier zirkulierten dann auch die in großer Zahl eingelaufenen Depeschen, Begrüßungsschreiben und Entschuldigungen. Solche hatten unter anderen gesandt:

Graf Armin Schlagenthin (Nassenheide), Prof. Dr. Beck v. Managetta (Prag), Direktor Behrens (Berlin), Prof. Davenport (New-York), Prof. Detmer (Jena), Prof. Flahaut (Montpellier), Prof. Heider (Innsbruck), Prof. Kraus (Würzburg), Hofrat Prof. Ludwig (Wien), Prof. Nathansohn (Leipzig), Dr. Ploetz (München), Prof. Punnet, Miss E. R. Saunders (Cambridge), Intendant Hofrat Steindachner (Wien), Hofrat Toldt („Die Wiener Anthropologische Gesellschaft nimmt sowie ich für meine Person Anteil an der feierlichen Ehrung des verdienstvollen mährischen Naturforschers"), Hofrat Prof. Dr. v. Wiesner („Tief bedauernd, der Enthüllung des Mendelmonumentes nicht beiwohnen zu können, habe ich Mendels Genius in anderer Form gehuldigt [1]). Ich beglückwünsche das Komitee zu seinem großartigen Erfolge und bin beglückt, daß in meiner Vaterstadt das Denkmal eines Mannes sich erhebt, der zum Ruhme österreichischer Naturforschung in der Welt wie nur

---

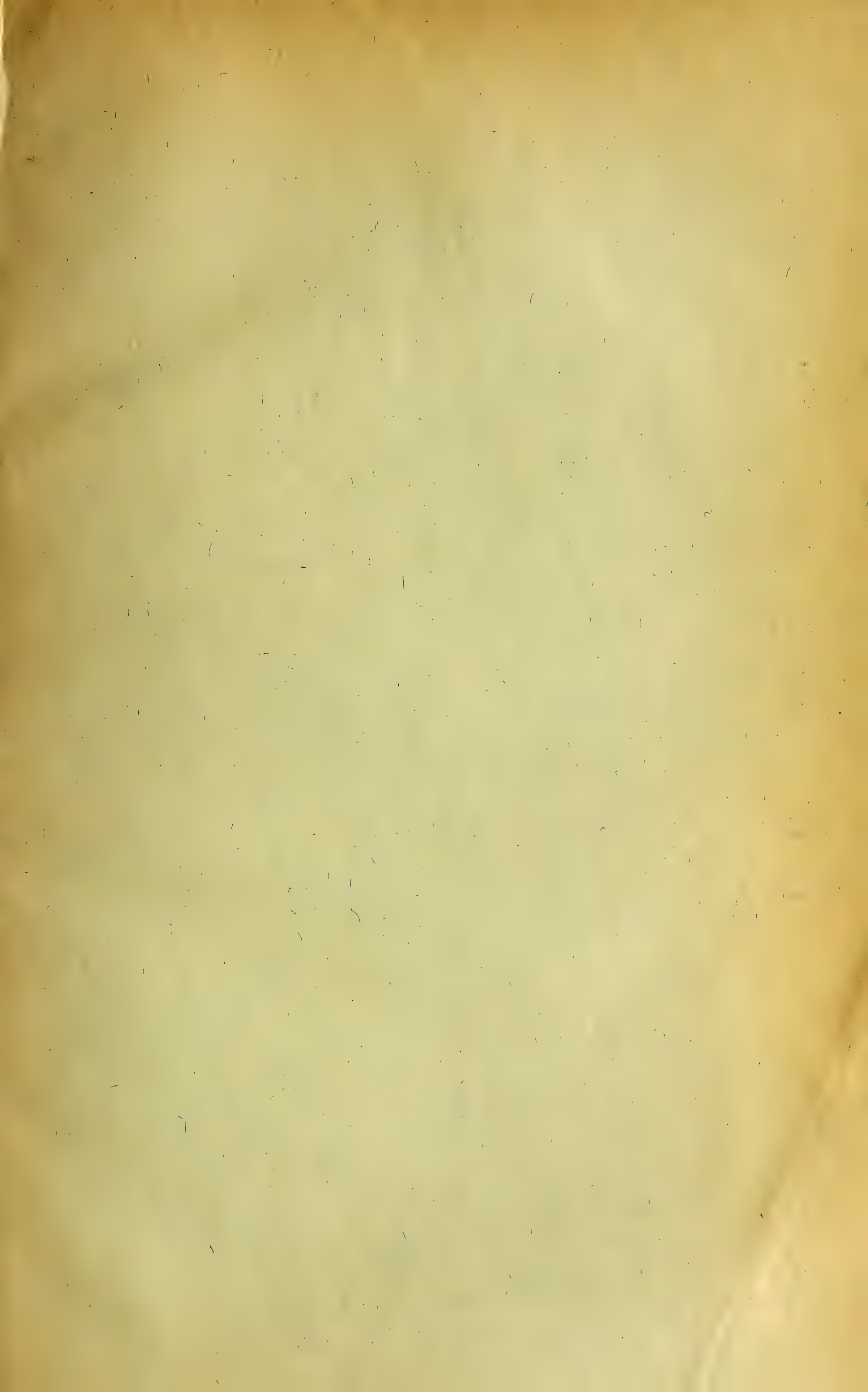
[1]) Siehe „Neue Freie Presse" vom 2. Oktober 1910.

wenige beigetragen hat"), Prof. Zacharias (Hamburg), ferner Exzellenz Gräfin Belrupt-Tissac, Karoline v. Gomperz-Bettelheim, Oberlandesgerichtsrat Dr. Hein (Wien), Hofrat Dr. Huemer (Wien), Exzellenz Graf Kinsky (Mähr.-Kromau), Hofrat Nazowsky, Handelskammerpräsident v. Schoeller, Abg. Graf Spiegel-Diesenberg, Gartendirektor Zenzinger (Meran), Sektionsrat Zweig (Wien) u. a. m.

Mit dem Bankett im Deutschen Hause waren die Festlichkeiten zu Ende. Die meisten Gäste fuhren in ihre Heimat zurück. Sie nahmen die Erinnerung an einen schönen Tag mit sich. In Brünn aber wissen es von diesem schönen Tag an alle, Kinder und Große, daß die Welt zu ihnen kam, um einem ihrer Bürger zu huldigen, nicht seines Reichtums und seiner Stellung wegen, sondern weil er still und unverdrossen um die reine ideale Wahrheit gerungen, die den klugen, praktischen Leuten so oft nutzlos erscheint und die doch schließlich die Menschheit hinaufführt zu den Höhen der Erkenntnis und Beherrschung der Natur.

Radeschin, am 1. August 1911.





Druck von W. Burkart in Brünn.





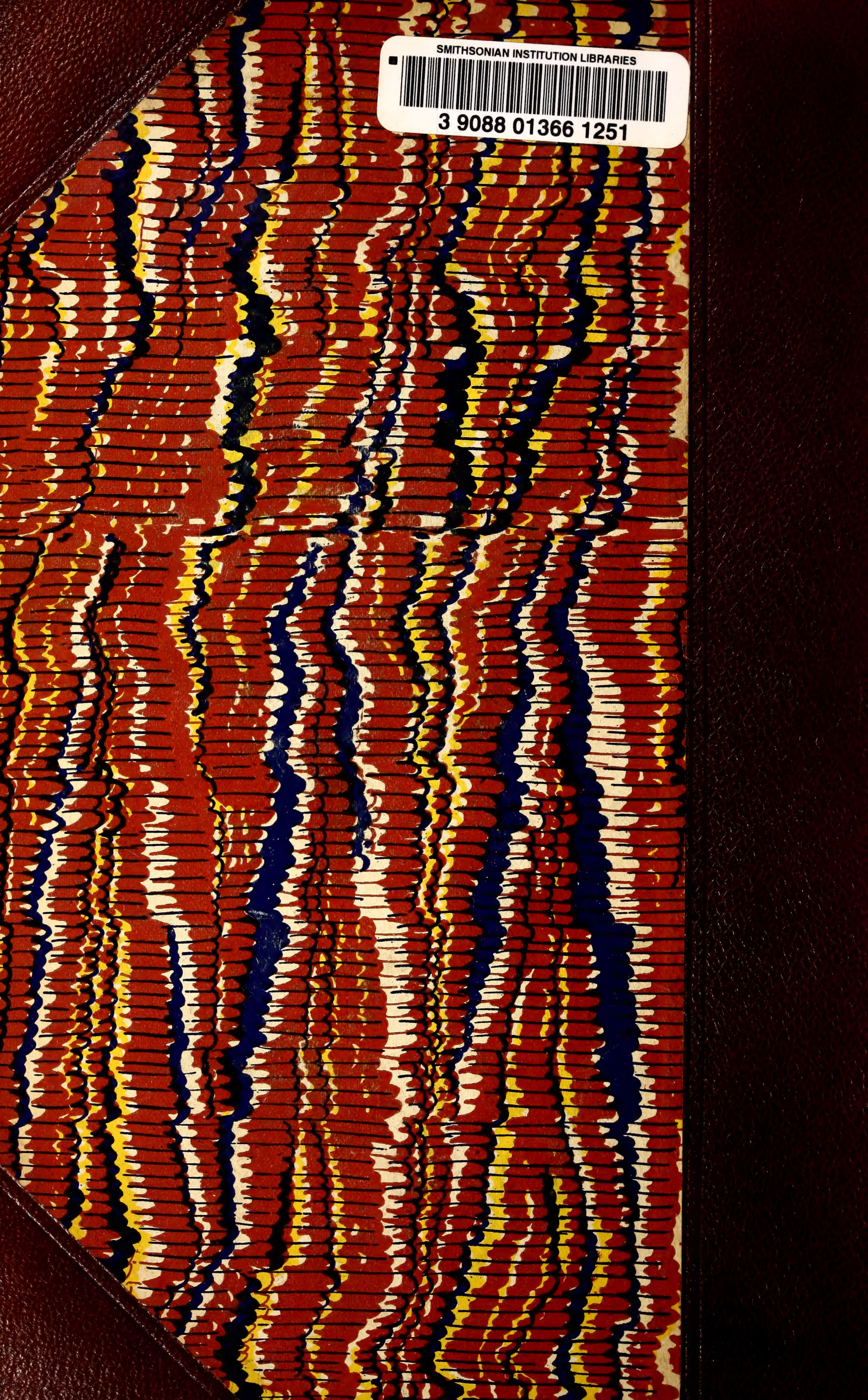











SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES
3 9088 01366 1251